АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXXII

1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1947 ЛЕНИНГРАД

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

ОРГАН ВСЕРОССИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ТОМ XXXII

1



И З Д А Т Е Л Ь С Т В О А К А Д Е М И И Н А У К С С С Р
МОСКВА 1947 ЛЕНИНГРАД

Н. А. Максимов

ВАЖНЕЙШИЕ ПРОБЛЕМЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЕЕ РАЗВИТИЯ В СССР В БЛИЖАЙШИЕ ГОДЫ [1]

(Получено 16 VIII 1946)

Как указывал К. А. Тимирязев, «цель стремлений физиологии растений заключается в том, чтобы изучить и объяснить жизненные явления растительного организма с тем, чтобы подчинить их разумной воле человека». Таким путем физиология растений, наряду с другими науками, и в первую очередь агрохимией, «должна сделать труд земледельца более производительным». Но по его же указаниям наука не должна «ходить упорно, но бесполезно, вокруг сложных, еще не поддающихся ее анализу, хотя бы и практически важных явлений»; она должна «изучать только то, что в данный момент созрело, для чего выработались методы исследования».

Основная практическая проблема, в решении которой должна принять участие физиология растений, это, конечно, повышение урожаев сельскохозяйственных культур, задача — вырастить «два колоса там, где прежде рос один»; но предпосылками для решения этой проблемы является разработка целого ряда вопросов теоретического характера, определяющих собою главнейшие направления физиологии растений как теоретической основы рационального земледелия.

Важнейшей предпосылкой для успешного управления жизнью растительного организма служит познание совершающегося в нем обмена веществ. Поэтому с самого возникновения физиологии растений наибольшее внимание исследователей привлекало именно изучение обмена веществ в растениях, и недаром первая крупная монографическая сводка по физиологии растений на русском языке, составленная акад. А. С. Фаминцыным и опубликованная в 1883 г., носила заглавие «Обмен веществ и превращение энергии в растениях».

Первостепенное значение изучения химических превращений в растениях привело к тому, что наибольшего развития как в западноевропейской, так и в русской науке достигла так называемая химическая физиология растений. Яркими ее представителями у нас были акад. В. И. Палладин и особенно акад. С. П. Костычев, который всегда с особым ударением называл себя биохимиком и основанную еще Фаминцыным физиологическую лабораторию Академии Наук преобразовал в «Лабораторию биохимии и физиологии растений» (ЛАБИФР). Большую роль в развитии биохимического направления в физиологии растений сыграли и работы акад. А. Н. Баха. Преимущественно в биохимическом направлении работали такие крупные совет-

[1] Доклад на Чрезвычайном общем собрании Всероссийского Ботанического общества 19 июня 1946 г.

ские ботаники-физиологи, как Н. Н. Иванов (Ленинградский университет и ВИР), В. С. Буткевич (Тимирязевская с.-х. академия), А. И. Смирнов (Институт табачной промышленности, позднее Институт биохимии АН СССР) и др.

Из ныне здравствующих нужно прежде всего указать на акад. Д. Н. Прянишникова, совсем недавно выпустившего превосходную монографию о превращениях азотистых веществ в растениях; акад. А. И. Опарина, давшего известную теорию об обратимости действия ферментов в живой растительной клетке; С. Д. Львова, в свое время принимавшего ближайшее участие в разработке В. И. Палладиным его теории дыхания, а ныне работающего в области изучения значения для растения витаминов, а также физиологии образования терпенов и ряда других соединений; С. Л. Иванова, давшего ряд ценных работ по изучению возникновения и превращений жиров в растениях; А. В. Благовещенского, особое внимание уделяющего вопросам ферментологии, и ряд других.

Это биохимическое направление в физиологии, по мере расширения сведений о химических превращениях, совершающихся в растениях, претерпевало определенную эволюцию. Сперва главное внимание привлекали превращения основных веществ, составляющих тело растения — углеводов, жиров, белков. Затем центр внимания переместился на те активные вещества, работа которых определяет собою течение химических реакций в клетках — на ферменты, и на те промежуточные продукты, через которые протекают превращения основных веществ. Одной из важнейших очередных задач физиологии стало выяснение внутреннего химизма обмена веществ, особенно таких важнейших процессов, как дыхание, брожение и фотосинтез. И, наконец, в новейшее время внимание исследователей стало переключаться на изучение тех веществ-регуляторов, которыми определяется направление физиологических и биохимических процесов, на изучение фитогормонов и по существу неотделимых от них витаминов.

С обменом веществ в растении неразрывно связано и превращение энергии. Это особенно ясно проявляется в основном процессе первичного синтеза органического вещества из углекислоты и воды, совершающемся в зеленом растении при непременном участии лучистой энергии, а в аутотрофных не-зеленых растениях — за счет энергии окисления веществ неорганического характера — аммиака, сероводорода и других. И в этой области были достигнуты крупные результаты, составившие основу современной физиологии растений. Здесь особенно большие заслуги принадлежат русским ученым — К. А. Тимирязеву и С. Н. Виноградскому.

Изучение обмена веществ и превращения энергии в растениях, конечно, еще далеко не закончено. Здесь еще очень многое остается сделать, особенно в области изучения внутреннего химизма важнейших физиологических процессов, и в первую очередь фотосинтеза, и в области изучения возникновения и характера деятельности активных веществ растительного организма — ферментов, гормонов и витаминов. Очень мало знаем мы и о превращениях минеральных, вернее, органоминеральных веществ в растениях и о их роли в общем ходе физиологических процессов. Поэтому и сейчас эти вопросы занимают и должны занимать очень видное место в работах физиологов растений. Более того, огромное значение относящихся сюда проблем привело к тому, что изучение биохимической стороны происходящих в организмах процессов выделилось уже в особую научную дисциплину — биохимию, получившую самостоятельное существование, внешним образом проявляющееся в создании и особых кафедр био-

химии во многих университетах и других вузах и особых биохимических научно-исследовательских институтов. Особенно далеко этот процесс отделения биохимии от собственно физиологии зашел в физиологии человека и животных. В физиологии растений эта дифференцировка еще не закончилась, и провести разграничительную линию между биохимией и собственно физиологией значительно труднее.

Среди проблем физиологии растений, относящихся к числу непосредственно связанных с изучением биохимических и биофизических процессов, совершающихся в растениях, на первое место нужно поставить, конечно, изучение фотосинтеза — процесса создания органического вещества из углекислоты и воды за счет энергии солнечного света. Этот процесс составляет основу создания урожая сельскохозяйственных растений. Понятно, что его изучение всегда было и остается центральным вопросом физиологии растений — недаром именно ему посвятил всю свою энергию и проницательность Тимирязев. Поступательный ход науки обусловил то, что в настоящее время мы изучаем это явление по преимуществу с двух точек зрения: с точки зрения познания существа фотосинтеза тех физико-химических процессов, которые лежат в его основе, и с точки зрения изучения его, как процесса жизнедеятельности растения, его зависимости от условий окружающей среды, влияния на его успешность со стороны таких внешних факторов, как температура, свет, влажность и т. д.

В познании внутренней природы фотосинтеза, как обычно говорят, его механизма, мы за последние годы весьма значительно подвинулись вперед. После многих лет господства чисто априорной формалдегидной теории Байера, представлявшей собою в сущности топтание на месте в этом важнейшем вопросе биологии, благодаря работам, главным образом, американских исследователей Ван-Ниля, Эмерсона, Рубена и других, удалось, наконец, наметить некоторые основные вехи процесса создания органического вещества в растениях. Был установлен такой фундаментальной важности факт, что весь выделяемый во время фотосинтеза кислород происходит не из углекислоты, как это думали раньше, а из воды, и что поэтому прочно укоренившееся в физиологической литературе обозначение фотосинтеза как процесса разложения углекислоты, приходится признать не соответствующим действительному положению вещей. Фотосинтез предстал перед нами не только, как фотохимический процесс, но и как сложная цепь окислительно-восстановительных реакций, отдельные звенья которой постепенно начинают вырисовываться все яснее. Все большее значение при анализе всех этих явлений получает при этом применение так называемых меченных атомов, радиоактивных и тяжелых изотопов углерода и кислорода и другие новейшие приемы изучения цепных реакций.

Успешная разработка проблемы физико-химического анализа явления фотосинтеза, ввиду крайней сложности этого явления, в настоящее время стала уже непосильной для отдельных исследователей-физиологов. Она требует совместной работы представителей различных специальностей — физиологов, биохимиков, физико-химиков (особенно фото-химиков) и физиков. По этому пути и пошла ее разработка за границей, главным образом в США. У нас такая кооперативная работа представителей разных специальностей до сих пор еще не осуществлена, и приходится признать, что в этой области мы отстали. Чтобы преодолеть это отставание, необходимо или организовать специальный коллектив из представителей разных специальностей, которые работали бы по общему плану, или даже специальный институт фотосинтеза комплексного характера.

Первым этапом на пути к организации такой коллективной или, по крайней мере, согласованной работы представителей различных специальностей должна явиться специальная конференция по фотосинтезу, организуемая осенью 1946 г. Институтом физиологии растений в связи со 175-летием открытия Пристли. В этой конференции примут участие не только фитофизиологи, но и физики и химики, и она должна в очень большой степени способствовать тому, чтобы мы преодолели свое отставание в этой важнейшей области от англо-американской науки.

Более успешно разрабатываются у нас вопросы экологии фотосинтеза, т. е. изучения влияния на него факторов окружающей среды и хода этого процесса в естественных условиях различных местообитаний и при различных условиях культуры. В этой области советские исследователи (В. Н. Любименко, В. А. Бриллиант и их сотрудники в Ботаническом институте им. акад. В. Л. Комарова Академии Наук СССР (БИН), С. П. Костычев с сотрудниками, Е. Ф. Вотчал с сотрудниками, Л. А. Иванов с сотрудниками, А. А. Рихтер с сотрудниками, В. П. Мальчевский и др.) дали много ценных работ.

Из достижений советской науки в этом направлении можно отметить: обстоятельные работы В. Н. Любименко о связи между условиями освещения и накоплением органического вещества растениями; работы С. П. Костычева и его учеников о суточном ходе фотосинтеза у растений различных географических широт и вообще различных условий местообитания; работы Е. Ф. Вотчала по изучению фотосинтеза у различных сортов сахарной свеклы в естественных условиях ее произрастания; работы Л. А. Иванова по изучению фотосинтеза различных древесных пород; работы В. А. Бриллиант по изучению зависимости фотосинтеза от степени оводненности тканей растений и др. Благодаря этим исследованиям, мы теперь уже во многих случаях имеем достаточно ясное представление о том, как идет фотосинтез у растений, в частности, у вполне определенных культурных растений и их сортов в условиях их естественного местообитания; мы можем уже с бо́льшей определенностью, чем прежде, оценивать значение тех или иных приемов агротехники и, в частности, поливов, для этого основного процесса создания органического вещества растениями. Гораздо яснее для нас сейчас и то значение, которое, наряду с интенсивностью фотосинтеза, имеют для создания урожая другие физиологические процессы, протекающие в растениях, в частности, ростовые процессы и условия минерального питания.

Ввиду большой важности экологического направления в изучении фотосинтеза для решения вопросов повышения урожайности сельскохозяйственных культур, оно должно быть всемерно развиваемо и дальше. За границей этому направлению уделяется меньше внимания, чем у нас, и здесь советская наука опередила зарубежную.

К проблеме фотосинтеза или, иначе, первичного синтеза непосредственно примыкает проблема дальнейшей переработки созданного при фотосинтезе органического вещества, иначе — проблема вторичных синтезов и связанных с ними процессов распада органических веществ, дыхания и брожения. Изучение этих процессов не так давно, при акад. В. И. Палладине и акад. С. П. Костычеве, составляло основную часть тематики лабораторий физиологии растений в нашей стране, и в этой области работы русских ботаников-физиологов долгое время были ведущими в мировой науке. В настоящее время, при все растущей дифференциации научных исследований, эти разделы почти полностью отошли к биохимикам и отчасти микробиологам. В руках физиологов осталось, главным образом, изучение изменений в ходе

биохимических процессов в связи с ходом процессов роста и развития, о чем будем говорить позднее, а кроме того, изучение энергетической стороны всех протекающих в растениях процессов синтеза и распада. В составе Института физиологии растений Академии Наук СССР последняя проблема изучается в Лаборатории биоэнергетики, возглавляемой В. О. Таусоном. Эта область до сих пор мало изучалась как у нас, так и за границей, и советские ученые прокладывают в этом направлении совершенно новые пути.

Крупный и чрезвычайно важный раздел физиологии растений составляет учение о минеральном питании растений, включая сюда и учение об азотистом питании. Особенно велико практическое значение этого раздела, так как при помощи внесения в почву удобрений мы можем в большой степени влиять на минеральное питание растений, а через это и на величину урожая. Поэтому на основе изучения почвенного питания растений уже давно выросла целая специальная наука — агрохимия, к которой отошло много вопросов физиологии минерального питания растений, в особенности, проблемы связи условий этого питания с урожаем. У нас, в СССР, во главе советской школы агрохимиков стоит акад. Д. Н. Прянишников, крупнейший агрохимик и физиолог с мировым именем.

При изучении азотистого питания растений большое место приходится отводить деятельности микроорганизмов, а потому многие вопросы, связанные с усвоением азота растениями, с большим успехом разрабатываются микробиологами. Это не значит, конечно, что весь раздел о минеральном и азотистом питании может быть целиком исключен из поля зрения физиологов растений и передан полностью биохимикам, агрохимикам и микробиологам. Здесь остается еще целый ряд важнейших физиологических вопросов, как, например, установление законов поступления минеральных веществ в корни растений, их передвижения по растению, их участия в различных физиологических процессах и т. п. Особенное внимание в последнее время уделяется в зарубежной науке — особенно в Англии (Стюарт), США (Хоглэнд, Остергаут), а также в Швеции (Люндегорд) — связи между поступлением в растения минеральных веществ и превращениями их в вещества органические, в частности, значению при этом процесса дыхания. Это направление, связывающее в одно целое, казалось бы, совершенно различные физиологические функции растений, оказалось весьма плодотворным и способствует значительному прогрессу наших знаний о законах поступления веществ в растения.

У нас, в СССР, это направление представлено Д. А. Сабининым, заведующим кафедрой физиологии растений в Московском университете, создавшим довольно многочисленную школу своих учеников. Вопросы физиологии минерального питания разрабатываются также в лаборатории минерального питания Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева Академии Наук СССР (ИФР), в планах которого вопросы поступления и утилизации минеральных веществ растениями занимают видное место.

Здесь особенно следует отметить разработку чрезвычайно важного вопроса о взаимодействии корней растений с коллоидами почвы, которая проводится Е. И. Ратнером, и изучение физиологической роли так называемых микроэлементов, проводимое Е. В. Бобко. Здесь, в этом вопросе, учение о минеральном питании растений тесно сближается с учением о роли физиологически активных веществ в общем обмене веществ в растении, так как мы все больше и больше получаем доказательств в пользу того взгляда, что, наряду с ферментами и гормонами, минеральные ионы также могут служить чрезвы-

чайно важными регуляторами физиологических процессов в растениях. В этой области несомненно можно ожидать обнаружения еще многих, очень важных закономерностей.

Но содержание физиологии растений, конечно, не исчерпывается одним только изучением биохимических и биофизических процессов, совершающихся в растениях. Самое полное знание этих процессов еще недостаточно для того, чтобы управлять растением, чтобы полностью «подчинить его разумной воле человека». Для этого от изучения отдельных процессов необходимо перейти к изучению жизни всего растения в целом, от данных аналитического характера к проблемам характера синтетического. Физиологии не грозит опасность самоупразднения по мере выяснения физических и химических основ отдельных жизненных процессов, как это казалось механицистам, считавшим, что задача физиологии исчерпывается пресловутым «сведением» физиологических процессов к составляющим их физическим и, особенно, химическим. Материалистическая диалектика учит, что основной задачей физиологии должно быть изучение специфических закономерностей, свойственных живым существам и обусловленных более высокой степенью их сложности и организованности.

Из этих специфических закономерностей наиболее важны закономерности их роста и развития, и недаром именно эти два раздела физиологии привлекают за последние годы все большее и большее внимание со стороны ботаников-физиологов всех стран. Крупные успехи в изучении биохимии и биофизики отдельных процессов позволили поставить на очередь и решать такие вопросы роста и развития растений, которые до того не поддавались изучению. Здесь ярко сказалась справедливость положения Тимирязева, о котором мы говорили выше: наука должна «изучать только то, что в данный момент созрело и для чего выработались методы исследований». Изолирование и изучение химической природы активных веществ, ферментов, витаминов и гормонов, позволили по-новому подойти к проблемам роста и ростовых движений, установить материальную основу формообразовательных процессов и взаимоотношения между отдельными органами, дали возможность управлять ими с такой уверенностью, о какой раньше не приходилось и мечтать. Это направление в изучении ростовых процессов, ведущее свое начало от опытов Чарлза Дарвина по фототропизму и геотропизму, получило мощный стимул к дальнейшему развитию в исследованиях голландского ученого Вента и украинского академика Холодного, обнаруживших наличие в растениях особого регулятóра роста — ауксина и установивших его значение для осуществления ростовых движений растений, так называемых тропизмов. В дальнейшем возможность замены естественных фитогормонов синтетическими ростовыми веществами, впервые убедительно показанная в работах Гичкока и Циммермана, открыла перед этой новой областью пути широкого практического применения в растениеводстве.

Открытие ростовых веществ составило, можно сказать, эпоху в развитии физиологии растений. В зарубежной, особенно американской, литературе ростовым веществам ежегодно посвящаются десятки и сотни работ. Особенное внимание привлекает к себе практическая сторона этой проблемы, так как при помощи ростовых веществ можно стимулировать образование корней на черенках, предупреждать опадение завязей и плодов, получать партенокарпические плоды и даже вести успешную борьбу с сорной растительностью. Удается при их помощи получать и весьма интересные и своеобразные морфологические изменения у растений — образование опухолей и фасциаций, измене-

ние формы листьев, эпинастию и т. д. Неудивительно, что эти внешние проявления действия ростовых веществ очень долго почти исключительно приковывали к себе внимание исследователей, и изучение теории их действия отходило на задний план. Только этим отвлечением внимания от теоретических вопросов действия ауксинов можно объяснить то, что в течение долгого времени здесь господствовала грубо-механистическая теория Вента — Гейна, сводившая все их действие к размягчению клеточной оболочки. И лишь в самые последние годы стали все чаще появляться работы, которые ставили себе задачей разработку именно теории действия ауксинов на живое содержимое клеток — их протоплазму, и несомненно, что в этой области мы скоро будем иметь весьма значительное достижения, которые позволят нам понять не только физиологическую природу действия ростовых веществ, но и глубже проникнуть в существо одного из важнейших жизненных проявлений растений, именно их роста.

Несмотря на то, что у нас, в СССР, работает один из основоположников учения о ростовых веществах, Н. Г. Холодный, до самого последнего времени эти вопросы разрабатывались крайне недостаточно. Внимание наших исследователей, так же как и за границей, было привлечено преимущественно практической стороной вопроса — применением ростовых веществ (Максимов, Турецкая, Гочолашвили, Комиссаров, Кочерженко и др.) для укоренения черенков, для получения партенокарпических плодов (Холодный, Серейский), для общего повышения урожаев путем обработки семян ростовыми веществами, так называемой их гормонизации (Холодный). За последние годы интерес к этой области значительно повысился, в частности — к изучению теории действия ростовых веществ. В последнее время благодаря работам одного из наших крупнейших химиков, акад. С. С. Наметкина, у нас налажено и синтетическое получение этих веществ.

Чрезвычайно важен, но пока еще очень мало разработан, вопрос о физиологических процессах, определяющих собою формирование и созревание репродуктивных органов растений, плодов и семян. Мы очень мало знаем о том, какие причины вызывают приток органических веществ к растущим плодам и семенам, чем вызываются те биохимические процессы, которые обусловливают ход налива зерна и созревания плодов. А между тем без такого знания мы не можем научиться полностью управлять этими важнейшими процессами, определяющими собою и величину и качество урожая у тех растений, которые возделываются ради их плодов и семян. А ведь такие растения составляют подавляющее большинство среди возделываемых растений.

В настоящее время вопросы эти должны быть физиологами поставлены на очередь. Мы уже имеем попытки и советских (Благовещенский и др.) и зарубежных ученых выяснить причины недостаточного питания и опадения завязей у хлопчатника и у плодовых деревьев и установить участие в этом ростовых гормонов. Некоторые работы в этом направлении начаты в СССР И. И. Тумановым, именно работы по вопросам участия отдельных частей колоса в формировании зерна у хлебных злаков и т. п. В созревании перикарпия у мясистых плодов большое значение имеет газообразный продукт жизнедеятельности растительных клеток — этилен; появление его вызывает ряд глубоких биохимических превращений — гидролиз полисахаридов, исчезновение дубильных веществ и т. п., способствующих характерному изменению вкуса и консистенции созревающих плодов. Эти свойства этилена позволили применить его и для искусственного ускорения созревания плодов — прием, впервые предложенный в США

Гарвеем, а затем более детально разработанный и внедренный в широкую производственную практику в СССР Ю. В. Ракитиным в ИФРе. Успешное начало физиологическому изучению репродуктивных процессов положено, и мы уже имеем и ценные практические результаты. В дальнейшем на эту многообещающую область должно быть обращено значительно бо́льшее внимание.

Крупные успехи сделало за последнее время учение о развитии растений. Экспериментальное изучение этих закономерностей смело начатое в конце XIX века Клебсом, работы которого горячо приветствовал Тимирязев, дало уже такой исключительной результат, как открытие фотопериодизма американцами Гарнером и Аллардом. Но еще бо́льших успехов добились в этой области советские ученые: достаточно упомянуть о теории стадийного развития, выдвинутой акад. Т. Д. Лысенко и повлекшей за собой огромное количество экспериментальных работ в различных научно-исследовательских учреждениях как в СССР, так и за границей, особенно в Англии, а также позволившей успешно разрешить ряд трудных вопросов растениеводческой практики. Очень большое — как теоретическое, так и практическое — значение имеет также теория возрастной цикличности Н. П. Кренке.

Учение о закономерностях развития растений и их физиологических основах имеет огромное значение в равной мере для познания жизни растения, как целого организма, и для ряда опирающихся на физиологию растений агрономических дисциплин, например для селекции растений, овощеводства, плодоводства и других. Поэтому этой области физиологии, в которой советская наука уже в довоенный период заняла ведущее положение, и в дальнейшем должно уделяться самое пристальное внимание. Здесь, наряду с изучением особенностей стадийного развития отдельных групп растений, имеющим большое значение для селекции и районирования с.-х. культур, нужно усилить разработку вопросов о тех физиологических изменениях в растениях, которые обусловливают собою наступление и прохождение отдельных стадий развития или же сопровождают стадийные изменения. Из достижений советских ученых в этой области нужно указать на работы Чайлахяна в ИФРе и Мошкова в ВИРе по выяснению физиологической природы фотопериодизма, работы Разумова по значению длины дня для клубнеобразования и по фотопериодическому последействию, работы Любименко и Щегловой о связи фотопериодической реакции с географическим происхождением растений и ряд других. В изучении физиологии растений советская наука опередила зарубежную, и лишь в последние годы эта область стала усиленно разрабатываться и за границей, особенно американскими учеными, полностью подтвердившими полученные Чайлахяном и Мошковым результаты.

Изучение внутренних закономерностей роста и развития тесно связано и с изучением влияния на растения внешних условий, взаимоотношений между растением и окружающей средой. Изучение этих взаимоотношений имеет огромное значение для растениеводства, так как величина урожая в очень значительной степени определяется, помимо наличия питательных веществ в почве, условиями местообитания растений, тепловым, световым и водным режимом окружающей среды. На почве изучения этих проблем возникло и получило быстрое развитие экологическое направление в физиологии, стремящееся изучить жизнь растений в их естественных условиях местообитания: в поле, в лесу, на лугу, и тесно связанное с такими агрономическими дисциплинами, как полеводство, лесоводство, луговодство, овощеводство, плодоводство и т. д. Особенное развитие при этом получило напра-

вление, изучающее физиологические основы устойчивости растений против таких неблагоприятных климатических и почвенных условий, как морозы, засуха, засоление почвы и т. п., снижающих урожаи с.-х. растений, особенно в более континентальном климате.

Экологическое направление в физиологии растений наибольшее распространение получило в США и в СССР. Из советских ботаников, работающих и работавших преимущественно в этом направлении, можно назвать В. Н. Любименко, Н. А. Максимова, Л. А. Иванова, И. И. Туманова, П. А. Генкеля, А. М. Алексеева (Казанский университет) и ряд других. В Америке это направление представлено Ливингстоном Гарвеем, Мурником и другими.

За последние два десятилетия работы советских ученых в области изучения устойчивости растений заняли ведущее положение в мировой науке. Особенно большое значение имели работы Физиологической лаборатории ВИРа, которая была снабжена всем необходимым для этого оборудованием: прекрасной холодильной установкой, установкой для получения искусственных суховеев и т. п. Советскими учеными были составлены первые в мировой науке монографии по устойчивости растений, именно книга Н. А. Максимова «Физиологические основы засухоустойчивости растений» и книга И. И. Туманова «Физиологические основы зимостойкости культурных растений». Первая из этих книг была издана также в Лондоне на английском языке и признана ведущей в своей области.

В дальнейшем необходимо всемерно усиливать работы по изучению устойчивости к морозу, засухе и другим неблагоприятным воздействиям, имеющим огромное значение в нашей стране, где благодаря континентальному климату все эти неблагоприятные воздействия очень чувствительно отражаются на сельскохозяйственном производстве. Достаточно вспомнить опустошения, нанесенные нашему плодоводству исключительно суровыми зимами 1939—1940 и 1941—1942 гг., а также периодическими засухами на юго-востоке СССР. К этой работе должны быть привлечены и центральные и периферические лаборатории, причем особое внимание должно быть обращено на снабжение их необходимым оборудованием. В частности, в ведущем фитофизиологическом учреждении СССР (ИФР) необходимо при первой же возможности приступить к сооружению той климатологической лаборатории, детальный проект которой был составлен перед войной, когда были проведены даже некоторые подготовительные работы. Необходимо также восстановить работу в этом направлении физиологической лаборатории Всесоюзного Института растениеводства, Саратовского института зернового хозяйства и ряда других, где эти работы так успешно разрабатывались.

Изучение устойчивости к неблагоприятным внешним условиям теснейшим образом связано с изучением изменений состояния коллоидов протоплазмы в зависимости от внешних и внутренних условий и в связи с различными происходящими в клетках физиологическими процессами. Эта область исследования, получившая в последнее время название «протоплазматики», — основная для разработки целого ряда проблем физиологии растений и привлекает к себе внимание все более и более широких кругов исследователей. Наибольшее внимание вопросам протоплазматики уделяет Д. А. Сабинин в Московском Гос. университете, а также П. А. Генкель в Институте физиологии растений. Этому направлению необходимо в дальнейшем уделять значительно бо́льшее внимание.

Мы перечислили конечно еще не все главнейшие проблемы, стоящие перед физиологией растений и разрабатываемые как совет-

скими, так и зарубежными учеными. Мировая физиология растений, подобно другим отраслям естествознания, есть по существу единая наука. Тем не менее, наряду с общими задачами и общими приемами их разрешения, обусловленными в значительной мере состоянием смежных наук, физики и химии, и разработкой соответствующих методов исследования, между советской и зарубежной физиологией растений можно отметить существенные, и практически и теоретически, принципиальные, коренные различия.

Советская физиология растений, верная заветам своего великого учителя и основоположника К. А. Тимирязева, кладет в основу изучения жизненных явлений материалистическое мировоззрение, причем стремится возможно более последовательно руководствоваться методологией диалектического материализма. Рассматривая все явления жизни растений в их развитии и в их взаимной связи, советские физиологи при истолковании закономерностей в жизненных проявлениях растений опираются на дарвиновскую эволюционную теорию, следуя опять-таки указаниям Тимирязева, который, например, ясно показал, что даже такой основной факт, как зеленая окраска растений, может быть понят только с эволюционной точки зрения. Одно из первых требований эволюционного подхода к изучению физиологических процессов состоит в том, что их нужно изучать не в любые, случайно выхваченные моменты, но в соответствии с ходом онтогенетического развития растения. И действительно, советскими физиологами показано, что все функции растений закономерно изменяются с возрастом растения (работы В. Р. Заленского, А. И. Смирнова, Н. А. Максимова, В. М. Катунского и др.) и что без учета возрастных изменений нельзя получить о них правильное представление. Другое требование эволюционной физиологии состоит в том, что для более полного познания физиологических процессов нужно сравнивать их протекание у растений различных систематических групп. Поэтому советские физиологи уделяют много внимания сравнительной физиологии, изучая ход физиологических процессов у представителей как различных семейств и даже классов растений, так и отдельных родов и видов в пределах одного семейства и даже отдельных сортов в пределах одного вида. Логическим завершением сравнительно-физиологических исследований является создание частной физиологии отдельных культурных растений — задача, уже поставленная перед собой физиологами советских специализованных институтов и для некоторых важнейших культур (сахарная свекла, картофель, хлопчатник) частично уже разрешенная.

Зарубежная физиология растений, в отличие от советской, не имеет вполне определенной методологической установки. Значительная часть работ западных ученых носит характер чисто эмпирических исследований, не освещенных общетеоретическими соображениями. Таковы, например, все работы Гарнера и Алларда, впервые открывших явление фотопериодизма, обнаруживших в этой области огромное число чрезвычайно важных фактов, но вот уже в течение 25 лет как бы избегающих дать им какое-либо теоретическое истолкование. Там же, где мы встречаемся с попытками теоретического освещения наблюдаемых фактов, там мы находим нередко либо грубо механистические теории, вроде теории Вента — Гейна (действие ростовых веществ исключительно на растяжимость клеточных оболочек), либо откровенно реакционные виталистические воззрения (например в новейшем курсе физиологии растений датского ученого Бойсен-Иенсена). Либо витализм, либо механицизм — из этой дилеммы большинство зарубежных ученых до сих пор не может найти выхода.

Правильная методология, какой вооружены советские физиологи растений, дает им ряд преимуществ перед зарубежными учеными и обеспечивает им ту теоретическую выдержанность и практическую целеустремленность, в которой лежит залог успеха в их работе. Переход от военных лет к мирной созидательной работе, осуществление новой сталинской пятилетки открывают перед нами широкие перспективы плодотворной научной работы на благо нашей родины. Мы должны напрячь все свои силы для решения стоящих перед нами огромных задач, а для этого мы должны обратить самое серьезное внимание на повышение идейно-политического уровня наших научных работников, в особенности молодых научных кадров, и на овладение необходимыми специальными знаниями не только в области физиологии растений, но и в сопредельных областях физико-химических наук. Мы должны также приложить все усилия к тому, чтобы обеспечить наши институты и лаборатории новейшим научным оборудованием и при поддержке партии и правительства, не жалеющих средств для технического оснащения научных исследований, сделать их вполне приспособленными для решения встающих перед физиологией растений важнейших теоретических и народнохозяйственных задач. И тогда мы не только удержим то почетное место в мировой науке, которое советская физиология растений занимала до войны, но и займем ведущее положение, достойное страны победившего социализма.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Москва

Примечание. Настоящая статья акад. Н. А. Максимова, доложенная им на Чрезвычайном общем собрании Всероссийского Ботанического общества, поступила в редакцию «Ботанического Журнала СССР» до конференции по фотосинтезу, которая состоялась осенью 1946 г. (см. настоящий выпуск, стр. 6). Во время этой конференции семья русских физиологов понесла большую потерю: внезапно скончался проф. В. О. Таусон, возглавлявший Лабораторию биоэнергетики Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР.

Редакция.

ТОМ 32 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1947 № 1
TOME 32 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1947 № 1

Б. М. Козо-Полянский

К АНТЭКОЛОГИИ БЕЛОЗОРА (*PARNASSIA PALUSTRIS* L.)

(В защиту дарвинизма в экологии цветка)

С 4 рисунками

(Получено 5 IX 1946)

I

Дарвиновская эпоха развития биологии для зарубежной науки уже в конце XIX века сменилась эпохой «бэтсонианской». Антидарвинистская направленность мысли отразилась и на антэкологии. Здесь в первую очередь взяты под сомнение или отвергаются отправные для этой науки идеи Дарвина: его «принцип пользы», закон преимущества скрещивания, закон относительности приспособлений и теория мимикрии. Ревизуются классические объекты, послужившие в свое время для выведения или иллюстрации этих обобщений. В антэкологии это течение против дарвинизма было и остается особенно ярко выраженным потому, что именно эта отрасль ранее служила в качестве «боевого коня» дарвинизма.

К числу объектов, характерных для дарвинизма в этой области, относится и белозор. Внимание к нему дарвинистской антэкологии и его репутация в ней немногим уступают семейству орхидей, т. е. наиболее классическому объекту для всей антэкологической литературы. Поэтому 150 лет изучения экологии цветка белозора особенно поучительны.

Первое экологическое описание цветка белозора дал основатель этой науки Х. К. Шпренгель в 1793 г.[1]

«Мне не удалось, — пишет он, — разоблачить тайну его строения и опыления. Однако мною выяснено, что этот цветок опыляется с помощью насекомых, и, таким образом, исследователям цветка указан надежный путь, который, при условии внимания, наблюдательности и настойчивости, рано или поздно приведет их к замечательным в своем роде открытиям». После Шпренгеля экология опыления у белозора изучалась многими, в том числе виднейшими учеными: А. Гумбольтом, Воше, Видлером, Дельпино, Беннеттом, Г. Мюллером, Друде, Кнутом, Кернером, Эррера, Массаром, Кирхнером, Браун-Бланке и Н. Арбером. Сам Дарвин, кажется, не занимался изучением белозора, но им было написано предисловие к английскому изданию главного труда Г. Мюллера (The Fertilisation of flower), в котором дана так называемая «классическая», т. е. дарвинистская, трактовка цветка белозора. Надо думать, что Дарвин соглашался с содержанием книги Мюллера, кото-

[1] Отметим 130-летие со дня его смерти (1816).

рую он так высоко ценил, что видно из его переписки и факта содействия ее переизданию на английском языке. Классические данные вошли во множество учебников и популярных изданий.

Некоторые авторы, например: Эррера, Браун-Бланке, выдавали белозор за автостерильное растение. Общепринято же было его считать ярчайшим примером дихогамии — протерандрии. Классическое представление о ходе индивидуального развития цветка таково. Цветок распускается в предмужской фазе, рыльце еще не существует, тычинки коротки и прижаты к яйцевидной завязи, пыльники еще закрыты. Затем, в течение пяти дней, тычинки (А 5) по одной в день удлиняются, и пыльники их выдвигаются на вершину завязи, по очереди прикрывая место будущего рыльца; продержавшись один день в таком положении, тычинка отгибается к периферии, уступая место следующей по очереди, и увядает. Пыльники экстрорзные и, если бы рыльце даже уже существовало, то пыльца не могла бы на него попасть, так как оно защищено тыльной частью пыльника. Шестой день, бесполый, — тычинки уже завяли, рыльце еще не созрело. С седьмого дня наступает женская стадия: развивается крупное, четырехлопастное, слегка неправильное сидячее рыльце. Таким образом, пыльники, по очереди, занимают то место, которое позже занимается рыльцем. Все эти особенности фенологии цветка считаются направленными на обеспечение скрещивания.

Белозор имеет полоски на лепестках, может быть, играющие роль нектаросем, т. е. «медо»-указателей. Есть дланевидные рассеченные надлепестковые стаминодии, «пальцы» которых кончаются шариками, блестящими, как капельки меда. Считается, что это ложные нектарники, предназначенные для привлечения насекомых обманным образом. Стаминодии выделяют немного нектара, но, в общем, цветок больше обещает, чем дает. Поэтому белозор отнесен Г. Мюллером и др. к числу «цветков-обманщиков» (Deceptive flowers, Fleurs trompeuses) и принадлежит к объектам теории мимикрии. Было предложено еще другое истолкование этих загадочных органов, именно — они служат решеткой, направляющей ход насекомых именно в интересах опыления. Опылителями являются, преимущественно, легко впадающие в ошибку мухи.

В очень ответственной книге, университетском учебнике Боннье и Дю Саблона, включая последнее издание (1934), сообщается, будто стаминодии белозора способны к движению наподобие листьев росянки. Это совершенно неверно. Может быть, Боннье был вовлечен в ошибку сходством блестящих придатков здесь и там. Или его сбили старые данные Воше (1841) и Беннета (1891). Эти авторы писали, будто пыльца из пыльников сначала попадает на придатки стаминодиев, и только уже они передают (?) пыльцу на рыльце, но и этого не бывает на самом деле.

Несколько лет назад антидарвинисты в антэкологии уже сделали попытку опровергнуть дарвиновское учение в отношении орхидей. Потом вышли две большие экспериментальные работы по экологии цветка белозора, ревизующие классические данные, — Эриха Дауманна (1933) и П. Мартана (1936). Особенно радикальна и серьезна работа последнего автора, профессора Лувенского университета, ученика известного цитолога Грегуара. Лувенский университет — клерикальное учреждение, рассадник «неосхоластицизма» или «неообскурантизма», по выражению К. А. Тимирязева.[1] Грегуар был не только ботаником, но также и священником[2] и членом Папской академии наук. Проф. Мартан, по

[1] См.: Соч. VIII, стр. 14.
[2] См.: Chronica botanica, V, 2/3, p. 283, 1939.

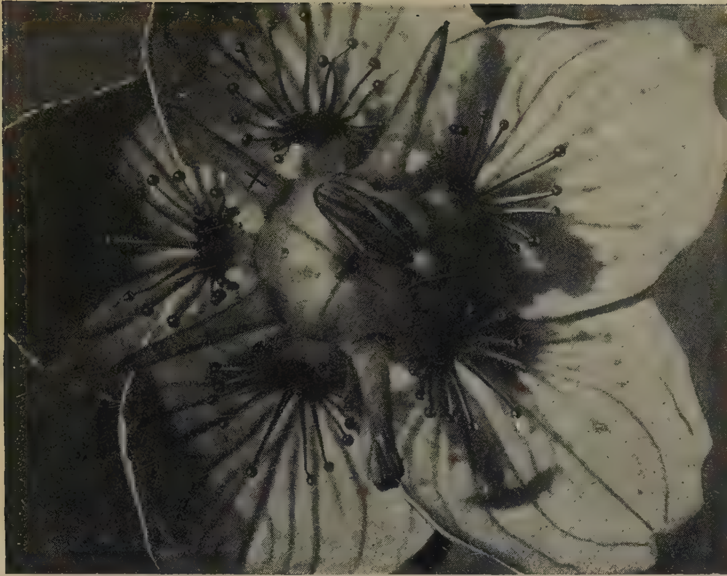


Рис. 1. Микрофотограмма цветка белозора в конце мужской стадии (последняя „дежурная“ тычинка слегка искусственно отодвинута, чтобы обнаружить рыльце; обработка рыльца, по Робинсону). Видна незначительность рыльца. Крестиком отмечена I-я тычинка.

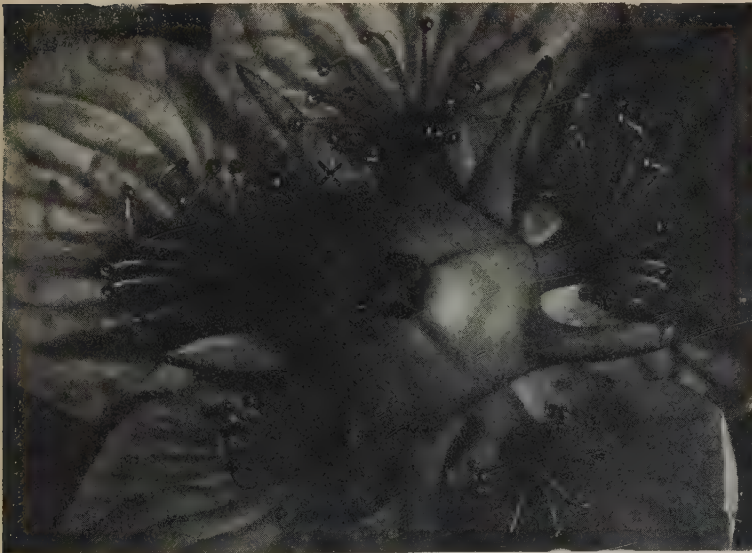


Рис. 2. Микрофотограмма цветка белозора в начале женской стадии (обработка рыльца, по Робинсону). Видно крупное рыльце. Крестиком отмечена I-я тычинка.

его словам, руководствуется в антэкологии идеей своего учителя, т. е. идеей о предустановленной эволюции, и является противником «принципа пользы» Дарвина, его закона пользы скрещивания и т. п. идей дарвинизма

Эксперименты Мартана привели его к следующим выводам: 1) белозор под Лувеном плодовит при автогамии, 2) при автогамии число семян больше, способность к прорастанию выше, семена и зародыши крупнее, сроки созревания плодов и семян короче, чем при перекрестном опылении.

Еще Мартан обнаружил, что, вопреки классическим сведениям, лопасти рыльца, в виде незначительных, коммиссурных полосок, существуют с первых дней цветенья (3—4 дня), и уже в это время на них можно найти проросшую пыльцу. Она, вероятно, заносится мелкими ползающими насекомыми (трипсами), которые обычно живут во всех цветках. Дихогамин, следовательно, нет, и имеет место самоопыление.

Мартан критикует также значение для перекрестного опыления других особенностей цветка, особенно стаминодиев. Но здесь он отсылает к работе Дауманна.

Дауманн организовал две серии опытов. В одном варианте он удалял совсем стаминодии, в другом — заменял их стеклянными копиями. По словам этого автора, мнимые нектарии не имеют никакого значения для привлечения или направления мух, но этот же автор доказал, что запах и венчик имеют свою ценность для энтомофилии.

В итоге исследований двух авторов, которые работали с современной экспериментальной техникой, классический образец дарвинистской теории цветка приводится с нею в очевидное противоречие. Этот факт не может быть оставлен без внимания сторонниками дарвинизма, тем более, что он связан с принципиальными вопросами, и при этом не единичен.

Белозор — это крайне интересное и общеизвестное растение. Он имеет чрезвычайно широкое распространение в нашем Союзе, отсутствует только в степной его части и в Крыму. Было бы желательно, чтобы советские ботаники собрали новые материалы по спорным вопросам его экологии. Для начала я сообщаю свои данные и соображения.

II

В отличие от Мартана, который обнаруживал восприимчивость рыльца по форме его поверхности, мною был применен более новый прием: стигматохромия, по Робинсону (реактив — марганцевокислый кали). Типичные результаты сфотографированы: две документальные фотографии здесь воспроизводятся. Воспринимающая поверхность рылец имеется уже на самой ранней, «предмужской» по классической схеме,[1] фазе цветка, который только что распустился. Правда, рыльцевые поля занимают незначительные участки. Эти участки либо образуют крестик, либо Т-образную фигуру. Последнее явление связано с диагональной зигоморфией цветка, существование которой доказано Мартаном и мною подтверждается. На рис. 1 представлен цветок на 6-й день «мужской» стадии. Очередная, последняя пылящая тычинка слегка мною отодвинута, и виден еще тонкий, небольшой крест из 4-х рылец. На рис. 2 изображен цветок, у которого все тычинки отра-

[1] Фазы цветка видны с полной ясностью в положении тычинок.

ботали и отогнулись кнаружи. Это только начало женской стадии (день 7-й). Но четыре рыльца стали уже несравненно массивнее.

Итак, надо согласиться с Мартаном в следующем. Цветок белозора не абсолютно дихогамичен, и женская стадия начинается очень рано, — еще во время мужской и задолго до ее окончания. Не менее ясно, что поверхность рыльца сначала очень незначительна, расположена вдоль углублений на вершине завязи и остается под прикрытием чередующихся в этой функции пыльников. Только по окончании мужской стадии рыльце получает полное, «нормальное» развитие и обнажается. Следовательно, вероятность опыления велика только в последней фазе.

Некоторые авторы склонны абсолютизировать дихогамию в смысле строгого исключения мужской и женской фаз. Но Мэк-Михен еще в 1887 г. показал, что дихогамия зависит от температуры и других условий существования. Позднейшие работы Штегера (1910—1913) и особенно Гюнтарта (1926) подтвердили большое значение физических условий в изменении феноцикла цветков. В искусственной обстановке (цветы в воде, в комнате) Кнут еще в 1896 г. наблюдал у белозора гомогамию. Цветы-дихогамисты произошли от гомогамистов и сохраняют в той или иной мере черты этого происхождения.

«Основное положение марксистской диалектики состоит в том, что все грани в природе и в обществе условны и подвижны, что нет ни одного явления, которое бы не могло, при известных условиях, превратиться в свою противоположность» (Ленин).[1]

В ближайших окрестностях Воронежа белозора нет. Мною опыты были организованы на пересаженных с глыбами земли экземплярах в Ботаническом саду в Воронеже; при усиленной поливке они имели удовлетворительный вид. (Мартан работал тоже главным образом на пересаженном материале.) Несколько цветков 31 VIII было изолировано в виде бутонов (I) и несколько цветков кастрировано в предмужской стадии, с немедленным опылением пыльцой с других цветков других особей и изоляцией (II). Для изоляции применялась бинтовая марля с поперечником клеток в 0.5 мм.

14 X соседние контрольные экземпляры уже имели незрелые плоды 10 × 9 мм, с хорошо развитыми, многочисленными семенами.

Опыт I. Сохранилось 3 объекта, увядшие цветки: завязи от 5 × 2 до 6 × 3 мм.

Опыт II. Сохранилось 5 объектов: 1) незрелая коробочка с молодыми семенами, 8 × 4 мм; 2) то же, 7 × 4 мм; 3) увядшая завязь, 4 × 3 мм; 4) то же, 3 × 3 мм; 5) засохшие цветки.

Из опыта 1 видно, что самоопыление не является обязательным или непременно результативным, а из опыта II — что раннее опыление не всегда результативно. То и другое неблагоприятно для концепции Мартана.

Из пяти контрольных цветков белозора в мужской фазе я только в одном случае нашел зерна пыльцы на начавшем развиваться рыльце; их было несколько. Не исключена возможность, что пыльца попала на рыльце искусственно, при удалении мною «дежурного» пыльника.

К этим данным прибавлю еще соображения, тоже неблагоприятные для Мартана. По Дарвину, благоприятное влияние перекрестного опыления выражается, в основе, в том, что получаемое при этом потомство отличается большей «силой», т. е. большей жизнеспособностью. При этом перекрестное опыление только тогда полноценно, когда опыляющее и опыляемое растения развились в нетождественных условиях и когда их гаметы тоже нетождественны. Мартан же не довел опы-

[1] Соч., XVIII, стр. 274.

тов до конца, он не вырастил потомства из полученных им семян разного происхождения (при автогамии и при скрещивании). Он не мог сравнить эти два потомства, как это делали Дарвин и дарвинисты. Его опыты не имеют того значения, которое он и другие склонны им приписывать. Эвакуация из Воронежа сорвала мои опыты по этой программе. За время оккупации нашего Ботанического сада исходные экземпляры и высеянные семена погибли.

Работа Дауманна уступает монографии Мартана в четкости, и бросается в глаза противоречие. Сравним 2 абзаца из нее.

1) «Цветки, у которых были удалены ложные нектарии, посещались мухами так же, как и нетронутые. Детали посещения у таких цветков без ложных нектариев не отличались от нормы. Тот же результат, — если стаминодии заменялись искусственными, стеклянными ложными нектариями».

2) «Когда я удалял из цветков все стаминодии или заменял их нацело стеклянными имитациями, прилет насекомых не изменялся, однако, до посещения дело доходило редко. В случае посещения поведение в измененных цветках было другим, чем у неповрежденных: мухи лишь в отдельных случаях касались хоботком пустых мест, где раньше стояли стаминодии, а также стеклянных моделей, и большей частью улетали немедленно после приземления».

Таким образом, мухи, с которыми экспериментировал Дауманн, относились к стаминодиям небезразлично, замечали их удаление или замену.

Из разнообразных посетителей белозора в Судетах Дауманн сосредоточивал свое внимание только на двух мухах: Tubifera pendula и Synphus halteatus. Возможно, что другие опылители белозора ведут себя по-другому. В нашем Ботаническом саду цветы чаще всего посещались мухой Sphaerophoria scripta. Эта муха является у нас обычным опылителем *Lopezia coronata* (*Onagraceae* из Америки), у которой тоже имеются блестящие ложные нектарии. Замечательно, что первая же муха — эристалис, которая подлетела в момент наших наблюдений к белозору, на глазах группы ботаников, сразу стала ощупывать хоботком шарики стаминодиев.

Для того, чтобы его опыт о нулевом экологическом значении стаминодиев белозора был убедителен, Дауманну следовало бы: 1) работать с насекомыми, которые никогда ранее не имели дела с цветами белозора и не пользовались их нектаром, и 2) работать на участке, где бы все цветки этого растения были лишены стаминодиев или все снабжены стеклянными «эрзацами». Без соблюдений этих условий можно предположить, что находящиеся под наблюдением насекомые перестают обращать внимание на стаминодии, приобретя некоторый опыт и научившись распознавать эти цветки по общему виду, венчику или запаху. «Всеэксперименталисты» забывают при организации их опытов всю гибкость, подвижность и сложность явлений естественной природы, которую они подменивают.

О. Гертвиг приводит в «Mechanik und Biologie» (1897) следующие слова самого Иоганнеса Мюллера и присоединяется к ним. «Опыт искусственен, нетерпелив, суетлив, склонен разбрасываться, страстен, ненадежен. Нет ничего легче, как наделать множество так называемых интересных опытов. Стоит лишь насильственно пытать природу тем или иным способом. Она всегда будет вынуждена, в своих страданиях, дать какой-нибудь ответ. Но нет ничего труднее, как правильно истолковать этот ответ».

Повидимому, Дауманн и Мартан противопоставляют свои результаты, в качестве единственно верных, прежним. В этом они проявляют себя, в отличие от Дарвина, метафизиками. Дарвин, например, приводит данные Гертнера, по которым некоторые растения *Lobelia fulgens* вполне стерильны при опылении пыльцою с того же самого растения, что стоит в противоречии с его собственными результатами, но прибавляет при этом: «Ни одно растение, с которым я вел опыты и которое я держал в оранжерее, не находилось в этом своеобразном состоянии».

Проф. Мартан утверждает еще, что белозор — вид совершенно однородный, лишенный изменчивости. Это ему необходимо, вероятно, для того, чтобы анулировать старые данные по цветку этого вида на осно-

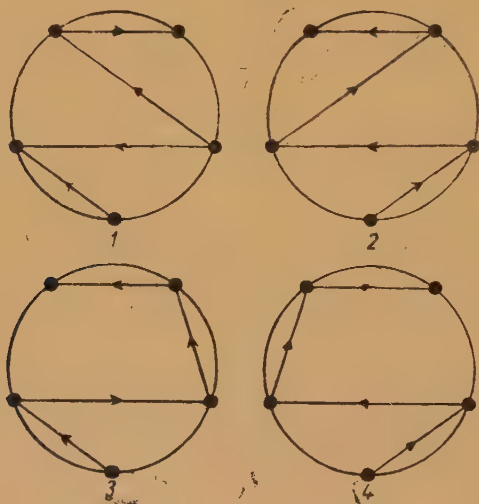


Рис. 3. Диаграммы, иллюстрирующие изменчивость у белозора в порядке созревания и „дежурства“ тычинок (стрелки показывают порядок созревания) в 4-х вариантах, обнаруженных под Воронежем.

вании своих экспериментов. Но даже в тех источниках, на которые ссылается сам Мартан (например, у Кнута, Хеги, Кирхнера), есть указания на изменчивость этого вида. Во «Флоре СССР» определенно сказано, что «вид очень изменчивый». Мною замечена изменчивость у воронежских особей белозора, например, в последовательности созревания тычинок. Нормой является такой вариант, когда первой «дежурит» правая или левая из пары нижних тычинок, а дальше «дежурство» идет по зигзагу вверх по диаграмме. Мною найдены и такие варианты, когда начинали «дежурить» сразу две тычинки или, вместо зигзага, получалась неправильная фигура (рис. 3). Иногда одна тычинка еще «дежурит», а другая тоже выдвинулась на вершину завязи, и они друг другу даже «мешают». Способ почкосмыкания венчика также не устойчив (рис. 4).

У Мартана есть тенденция опростить природу. Дарвину принадлежит закон: «Природа боится самооплодотворения». И он же пишет: «Так как во многих случаях должны быть достигнуты две цели, во многих отношениях противоположные друг другу, именно — перекрестное опыление и самоопыление, то мы можем понять одновре-

менно существование у такого большого числа цветков структур, которые представляются на первый взгляд ненужно сложными и противоположными по природе». 16 ноября 1909 г. В. И. Ленин писал к М. Горькому следующее: «Жизнь идет противоречиями, и живые противоречия во много раз богаче, разнообразней, содержательнее, чем уму человека спервоначалу кажется». К этой же мысли Владимир Ильич возвращается и в своем великом трактате «Материализм и эмпириокритицизм». Ее надо постоянно помнить и при разоблачении «тайн цветков».

Итак, новейшая критика классической «теории» «цветка-обманщика» тенденциозна и не достигает своей цели. Новым и доказанным Мар-

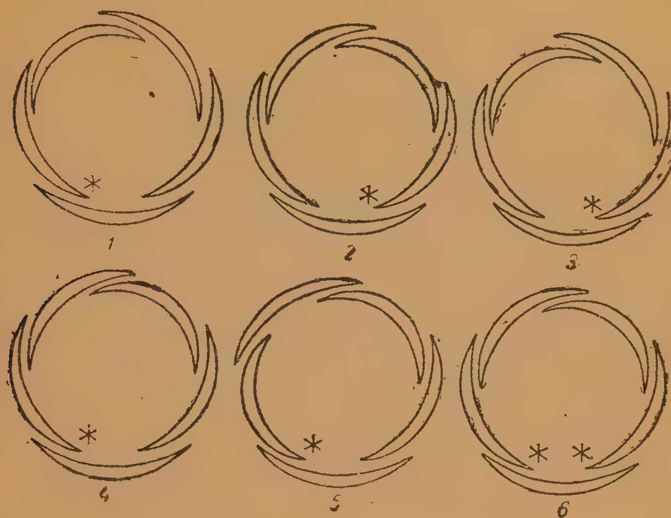


Рис. 4. Диаграммы, иллюстрирующие изменчивость у белозора в почкосмыкании венчика (звездочкой показаны тычинки, созревающие первыми) в 6 вариантах, обнаруженных под Лувеном и под Воронежем.

таном[1] можно считать лишь отсутствие абсолютной дихогамии и автофертильность. Но и того и другого можно было ожидать заранее по аналогии со множеством других, ранее изученных, растений.

ЛИТЕРАТУРА

Martens P. Pollinisation et biologie florale chez *Parnassia palustris* L. Bull. Soc. Bot. Belgique, XVIII, 2, 1936.

Здесь приведена почти вся прежняя литература по цветку белозора.

Ботанический сад
Воронежского Государственного
университета

[1] Прошу проф. П. Мартана (Лувен, Бельгия) принять благодарность за присылку его важных работ.

B. M. Kozo-Polianski

ON ANTECOLOGY OF *PARNASSIA PALUSTRIS* L.

The history of the question and the results of the personal observations of the author on the pollination of *Parnassia palustris* L. in the vicinity of Voronezh are reported.

С. И. Кокина и А. Я. Кокин

О СОДЕРЖАНИИ ДУБИЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ У ВИДОВ *CALLIGONUM*

(Получено 7 IV 1946)

В наличии дубильных веществ в ассимиляционных ветках у двух видов *Calligonum* — *C. caput Medusae*, *C. comosum* — мы убедились еще в 1930 г., когда один из нас (Кокина) производил у этих растений, наряду с другими древесными пустыни Кара-кум, определение углеводов. При определении методом Бертрана и Хагедорна-Иенсена обычным способом, без добавления к водной вытяжке кожного (гольевого) порошка, у каллигонумов получался исключительно высокий процент «восстанавливающего сахара» (27—30%); после же прибавления и встряхивания с кожным порошком мы получали содержание сахара 8—10%. Таким образом, было обнаружено присутствие восстанавливающих дубильных веществ, легко адсорбируемых аморфным кожным порошком. На это же указывала реакция почернения вытяжки от хлорного железа, а также сильно вяжущий вкус веточек.

В результате этих наблюдений было решено провести работу по количественному определению дубильных веществ у различных видов *Calligonum* с целью выяснения возможной пригодности их как дубителей. Насколько нам известно, в литературе указаний по этому вопросу не имеется.

В пределах Репетекского пустынного заповедника (Юго-восточные Кара-кумы) род *Calligonum* (джузгун, кандым) представлен пятью видами: *C. setosum* Litw., *C. comosum* L'Hérit., *C. eriopodum* Litw., *C. caput Medusae* Schrenk, *C. arborescens* Litw. Из них два вида — *C. arborescens*, *C. caput Medusae* — встречаются преимущественно в барханных подвижных песках вместе с *Ammodendron Conollyi* и *Eremosparton flaccidum*. Иногда *C. caput Medusae* заходит и в бугристые пески. Остальные виды растут в бугристых песках, являясь в основном спутниками белого саксаула. Это крупные кустарники из сем. *Polygonaceae*, достигающие до 2.5 м высоты (*C. arborescens*, *C. eriopodum* и *C. caput Medusae*).

У каллигонумов, как и большинства представителей древесно-кустарниковой растительности пустыни, отсутствует листовая пластинка, она редуцирована до небольших чешуек. Функцию ассимилирующих органов несут членистые однолетние зеленые побеги, или «ассимиляционные веточки». В весенний период эту функцию несут также и «побеги возобновления» (будущие ветви кустарника), но с наступлением жары они быстро пробковеют (Радкевич и Василевская, 1933).

По своему анатомическому строению ассимиляционные ветки каллигонумов, имеющие крупноклетную и тонкостенную паренхиму, лишенные толстой кутикулы и воскового налета, сходны со структурой мезофитных растений. По выражению Радкевич и Василевской, их структура представляет низшую ступень суккулентности, которая уже

ясно выражена у саксаулов и древовидных солянок. Для каллигонумов характерно также более низкое осмотическое давление, а поэтому из всех древесно-кустарниковых безлистных пород они отличаются наиболее высокой транспирацией (Кокина, 1935, 1940).

По данным вегетационного опыта Кокиной и Поповой (1940), оптимальными условиями для развития каллигонума (*C. caput Medusae*) являются пресные, хорошо увлажненные пески. При этих условиях наблюдается хороший прирост в течение всего лета, а также отсутствие опадения ассимилирующих веточек и поражаемости вредителями.

Приступая к работе, мы несколько расширили свою задачу, решив попутно выяснить вопрос о влиянии вегетации или времени сбора на содержание дубильных веществ, а также вопрос о распределении таннидов по органам, в частности, взяв для этого, помимо зеленых веточек, также многолетние побеги и созревшие плоды.

Пробы материала зеленых веток для трех видов каллигонума (*C. caput Medusae*, *C. comosum* и *C. setosum*) были взяты пять раз в лето, через месячные промежутки времени, начиная с середины мая и кончая октябрем.

Климатические и почвенные условия (имеем в виду температуру воздуха и влажность песка) в мае в песчаной пустыне еще достаточно благоприятны для жизни растений. Последующие месяцы — июнь, июль, август, — это период максимальных температур и сухости воздуха при одновременно усиливающемся иссушении почвы, когда все древесно-кустарниковые породы, несмотря на мощное развитие корневой системы, испытывают недостаток влаги, вызывающий обеднение листовых органов водой и их частичное опадение. В сентябре, при продолжающемся иссушении почвы, мы имеем резкое падение дневных и суточных максимумов температуры и, наконец, в октябре наступление ночных заморозков и прекращение вегетации (полное опадение ассимилирующих веточек).

Собранный в утренние часы материал высушивался на открытом воздухе в тени, что в условиях юго-восточных Кара-кумов в летнее время достигается в течение первого же дня.

В настоящее время имеется ряд методов, которые дают возможность производить количественные определения дубильных веществ в экстрактах из растений. Для наших целей мы считали наиболее пригодным метод определения дубильных веществ посредством связывания (адсорбции) их хромированным кожным порошком, принятый в качестве официального метода в кожевенной промышленности (В. Е. М. [1]). Количество таннидов по этому методу определяется по разности между сухим остатком общего количества воднорастворимых веществ и остатком обездубленного экстракта (после обработки кожным порошком).

Наряду с настоящими таннидами, представляющими основной практический интерес, в экстракт переходят и свободные полифенолы (флороглюцин, пирокатехин, пирогаллол, галловая кислота и др.), которые всегда сопутствуют в растении таннидам и, согласно современным представлениям, являются их предшественниками. Уплотняясь, полифенолы переходят в более высокомолекулярные продукты как растворимые в воде дубильные вещества, так и в нерастворимую форму — флобафены (Курсанов, 1941).

В понятии дубильных веществ в более широком значении объединяют весь комплекс полифенолов, таннидов и флобафенов, генетически

---

[1] В. Е. М. — Всесоюзный Единый метод, принятый на съезде химиков кожевенной промышленности в 1928 г.

связанных между собой, независимо от того, могут ли они дубить кожу (Курсанов, 1941).

Собственно танниды в этой цепи являются лишь промежуточным продуктом. Осаждая танниды кожным порошком, мы учитываем суммарное количество дубильных веществ, переходящих в водную вытяжку.

Поскольку соотношение между свободными полифенолами и собственно таннидами в растении не остается постоянным, а подвергается изменениям как в зависимости от возраста ткани органа (Курсанов и Крюкова, 1941), так и под влиянием различных внешних условий, то при этом несомненно меняется и качество дубильного материала. Качество дубильного материала зависит также от характера и количества растворимых в воде остальных веществ, называемых «нетаннидами» (нт). К числу последних относятся: растворимые соли, сахара, органические кислоты, пентозаны, глюкозиды и пр. Отрицательное действие «нетаннидов» видят в замедлении дубления, в понижении тем самым коэффициента дубности и некотором ослаблении кож (Чернышев, 1934).

Особенное значение из «нетаннидов» имеют сахара. Избыток сахара является фактором, сильно задерживающим процесс дубления, и к тому же представляет благоприятную среду для развития микрофлоры.

Однако наличие определенного количества сахара в дубильном экстракте, особенно при медленном дублении, считается необходимым, так как образующиеся при брожении его органические кислоты обусловливают лучшее продубление кож (Гнамм, 1927; Шлыков, 1932; Чернышев, 1934). Бедно-сахаристые и содержащие мало «нетаннидов» дубильные материалы, как кора акации, древесина квебрахо, кора мангровы и др., почти никогда не употребляются в чистом виде, а преимущественно в смеси с другими дубильными экстрактами (Шлыков, 1932).

Несомненно отрицательное действие из сопровождающих дубильные вещества «нетаннидов» имеют слизи, смолы и эфирные масла, обусловливающие неполное и неравное продубление кож; поэтому расценка дубильных материалов производится не столько по количеству таннидов в данном материале, сколько по свойствам таннидов и сопровождающих нетаннидов. Однако наиболее ценным дубильным сырьем является такое, где количество «нетаннидов» не превышает количества таннидов (Чернышев, 1934), т. е. где отношение т : нт близкое к единице или больше единицы.

Имея в виду более полную оценку каллигонума как дубителя, мы для некоторых видов определяли из «нетаннидов» количество сахара в экстракте.

Всего исследовано нами шесть видов каллигонума, из которых пять были взяты на территории Репетекского заповедника; материал для шестого вида — *C. elatum* — был собран вблизи станции Бахарден (Ашхабадская железная дорога). Результаты исследований представлены на табл. 1, 2 и 3, к рассмотрению которых и перейдем.

Прежде всего отметим, что содержание таннидов в ассимиляционных (однолетних) зеленых ветках подвергается за вегатационный период (май—октябрь) значительным изменениям. По мере усиления летней жары и засухи наблюдается увеличение дубильных веществ, причем максимум содержания приходится на середину — конец лета (июль, август, сентябрь). В конце вегетации с наступлением ночных заморозков и опадением последних ассимиляционных веточек (середина — конец октября) содержание таннидов в них резко уменьшается (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Содержание таннидов
(в % на воздушно-сухое вещество)

Название растений	Время сбора	Общее количество растворимых веществ			Нетанниды			Танниды			Отношение т : нт		
		ассимиляционные ветки	2—3-летние побеги	плоды	ассимиляционные ветки	2—3-летние побеги	плоды	ассимиляционные ветки	2—3-летние побеги	плоды	ассимиляционные ветки	2—3-летние побеги	плоды
Calligonum caput Medusae	Май	19.25	7.25	10.28	10.19	3.64	5.08	9.06	3.61	5.20	0.89	1.00	1.02
	Июнь	28.21	—	—	11.59	—	—	8.62	—	—	0.74	—	—
	Июль	22.80	—	—	12.13	—	—	10.67	—	—	0.87	—	—
	Сентябрь	22.20	—	—	11.26	—	—	10.94	—	—	0.97	—	—
	Октябрь	16.25	—	—	9.14	—	—	7.11	—	—	0.77	—	—
C. comosum	Май	19.54	7.22	—	11.40	3.88	—	8.14	3.34	—	0.71	0.89	—
	Июнь	22.43	—	—	13.07	—	—	9.36	—	—	0.72	—	—
	Июль	23.16	—	—	13.22	—	—	9.94	—	—	0.75	—	—
	Сентябрь	23.78	—	—	13.00	—	—	10.78	—	—	0.83	—	—
	Октябрь	17.20	9.40	—	10.27	5.20	—	6.93	4.20	—	0.67	0.81	—
C. setosum	Май	19.80	6.87	—	12.32	3.44	—	7.58	3.43	—	0.62	0.00	—
	Июнь	21.83	—	—	12.13	—	—	9.70	—	—	0.80	—	—
	Июль	25.30	—	—	13.60	—	—	11.70	—	—	0.86	—	—
	Сентябрь	24.00	—	—	13.20	—	—	10.80	—	—	0.82	—	—
	Октябрь	16.70	8.50	—	9.60	4.45	—	7.10	4.05	—	0.74	0.91	—

Почти аналогичную картину изменения дубильных веществ за вегетационный период наблюдали многие авторы в листьях многих дубильных пород, как-то: азалии, сумах, скумпия (Янсон, 1932), в листьях бадана (Яковлев, 1931) и др., т. е. увеличение их во вторую половину лета (июль—август).

Рассматривая количественные показатели содержания дубильных веществ в зависимости от возраста органа, мы видим, что богаче всего таннидами ассимиляционные (однолетние) зеленые веточки. В период максимума содержание таннидов в них достигает 10—13% на сухой вес, при этом отношение т : нт становится более благоприятным, приближаясь у некоторых видов к единице.

Одревесневшие побеги содержат меньше таннидов, причем содержание их значительно падает с возрастом (табл. 2). Так, двух-трехлетние побеги в сентябре содержат дубильных веществ до 5% (у *C. eriopodum* — 5.66%), более же старые побеги (5—6-летние) не свыше 3.58%, при отношении т : нт близком к единице.

Уменьшение общего количества дубильных веществ в более старых органах по сравнению с молодыми наблюдали Курсанов и Крюкова (1941) для листьев чая, полярной ивы и черники, а также и для коры березы. Определяя отдельные фракции дубильных веществ, авторы нашли, что уменьшение это происходит за счет растворимых

ТАБЛИЦА 2

Содержание таннидов
(в % на воздушно-сухое вещество)

Название растений и место произрастания	Время сбора	Общее количество растворимых веществ			Нетанниды			Танниды			Отношение т:нт		
		ассимиляционные ветки	2—3-летние побеги	многолетние побеги	ассимиляционные ветки	2—3-летние побеги	многолетние побеги	ассимиляционные ветки	2—3-летние побеги	многолетние побеги	ассимиляционные ветки	2—3-летние побеги	многолетние побеги
C. arborescens													
Репетекский заповедник	27 V	14.99	—	—	8.50	—	—	6.49	—	—	0.76	—	—
	10 XII	22.48	11.64	6.68	13.21	6.40	3.45	9.27	5.24	3.23	0.70	0.82	0.91
	27 IX	23.32	—	—	12.36	—	—	10.96	—	—	0.89	—	—
C. elatum													
ст. Бахарден	30 V	18.63	9.30	—	11.03	5.46	—	7.60	3.84	—	0.69	0.72	—
	17 IX	27.23	10.99	7.52	14.17	6.04	4.09	13.06	4.95	3.43	0.92	0.82	0.84
C. eriopodum													
Репетекский заповедник	4 V	18.50	8.60	—	10.65	4.75	—	7.85	3.85	—	0.73	0.81	—
	26 IX	26.80	12.25	7.58	14.26	6.59	4.00	12.54	5.66	3.53	0.88	0.86	0.9[illegible]

соединений и прежде всего — полифенолов, тогда как нерастворимые формы дубильных веществ с возрастом накопляются.

Наши представления о синтезе и роли дубильных веществ все еще недостаточно ясны. Одно теперь несомненно, что это не есть продукты отброса в процессе обмена веществ, как это думали раньше, а также несомненно и то, что сложные коллоидные вещества — таннины — синтезируются из более простых кристаллоидных веществ, как сахара́, кисло́ты, спирты, глюкозиды и пр. [Губер (H. Huber), 1929; Чапек (Czapek), 1921; Костычев, 1937].

Имеющиеся литературные данные о роли дубильных веществ позволяют сказать, что физиологические функции этих веществ, как и их химический состав, повидимому, весьма различны, и определяются в значительной степени климатическими условиями произрастания, а также функциональными особенностями органов и тканей, в которых они отлагаются.

Локализация дубильных веществ в подземных органах, как корневище ревеня, кермека и тарана, и их сезонные колебания, указывают на то, что они являются здесь одной из форм запасных веществ. Об этом же свидетельствуют и факты наличия переработки дубильных веществ при жизни растений в случае отложения их в древесине и коре деревьев. Так, Тимофеев (1927) для многих древесных пород наблюдал участие таннидов в построении древесинного вещества.

Приписывают также дубильным веществам защитные функции против гниения, высыхания и поедания. Значительно большая плотность древесины каллигонумов и ее меньшая хрупкость по сравнению с другими древесными пустыни, повидимому, в значительной степени обязаны присутствию в ней дубильных веществ.

Предполагают, что дубильные вещества, как фенолы с сравнительно большой молекулой, влияют на физические свойства плазмы (вязкость, степень дисперсности и др.), а через это на проницаемость плазмы, на способность восприятия и обмена веществ, являясь как бы агентами протоплазмы в процессе осмоса (H. Huber, 1929; W. Hauser, 1935). Влияя на проницаемость протоплазмы для воды, по Hauser'у, дубильные вещества, отлагающиеся в клетках древесины, сердцевинных лучах и коровой паренхиме, испытывающих высокое давление, способствуют образованию (поддержанию) постоянного тургора. В этом же в значительной степени он видит объяснение и нахождению дубильных веществ в гибких листьях и в замыкающих клетках, которые для выполнения своей функции должны обладать высоким тургором.

В ассимиляционных ветках каллигонума дубильные вещества скопляются в периферических слоях, преимущественно в субэпидермальном слое (Радкевич и Василевская, 1933; Кокина, 1935). Находясь в состоянии коллоидной системы, они несомненно задерживают процесс испарения, а возможно, оказывают и защитное действие на внутрилежащие хлорофиллоносные ткани, а также непосредственно влияют на устойчивость протоплазменных коллоидов.

Что дубильные вещества играют какую-то, пока не вполне ясную, роль в повышении устойчивости растений, об этом ясно свидетельствует и кривая хода содержания их за вегетационный период, характеризующаяся ясным подъемом в период жарких месяцев.

Помимо однолетних зеленых веток и одревесневших многолетних побегов, были исследованы на содержание таннидов также плоды каллигонума (*C. caput Medusae*). В этом отношении они представляли большой интерес, так как урожай их ежегодно достигает огромных количеств. Плоды довольно крупные (до 2.5—3.0 см в диаметре), с очень твердым околоплодником, снабжены густосидящими ветвистыми щетинками, окрашенными в малиновый или желтый цвет. Опавшие плоды (в середине — конце мая) обычно задерживаются около кустов, образуя большие скопления, где легко могут быть собраны. Для анализа брали плоды со щетинками.

Данные анализа показали (табл. 1), что плоды *C. caput Medusae* содержат до 5.2% таннидов при отношении т : нт, равном 1.02.

Таким образом, распределение дубильных веществ по органам у каллигонума идет в следующем порядке: богаче всего однолетние зеленые побеги, выполняющие функцию листьев (10—13%), зрелые плоды (5.2%), и, наконец, многолетняя древесина (3.2—3.5%). Сколько-нибудь значительных различий в содержании таннидов между отдельными исследованными видами не наблюдается. Несколько богаче ассимиляционные ветки *C. elatum* (13.06%) и *C. eriopodum* (12.54%), у остальных видов цифры содержания таннидов в зеленых ветках в период максимума весьма близкие (от 10.8 до 11.7%).

Как известно, у большинства наших отечественных дубильных растений — дубы, ива, каштан, хвойные и др. — на первом месте по содержанию таннидов стоит кора (от 10 до 14%); листья же обычно менее богаты таннидами (Шлыков, 1932; Янсон, 1932; Чернышев, 1934).

Кроме того, благодаря присутствию большого количества нетаннидов, особенно слизей, эфирных масел и смол, дубильные вещества листьев являются менее ценными.

Что же касается каллигонумов, то их однолетние зеленые побеги совершенно лишены воскового налета и смолистых веществ и почти не содержат слизей. Водные экстракты из растертого свежего мате-

риала, не говоря уже о сухом, фильтруются прекрасно, давая прозрачный, слегка окрашенный в соломенно-розовый цвет фильтрат.

Масса однолетних побегов, вырастающих за вегетационный период при благоприятных условиях роста (более увлажненные пресные пески), достигает у каллигонумов довольно больших размеров. В случае хорошего качества дубильного сырья они могли бы быть использованы в конце каждого лета без особого ущерба для дальнейшего существования самого многолетнего кустарника. Сюда же могут быть присоединены и 2—3-летние побеги, так как общий процент в них таннидов (до 5.5%) позволяет их использовать в химико-кожевенной промышленности. Использование наших северных хвойных пород (ель, сосна) в качестве дубильного сырья при современных технологических и экономических условиях, несмотря на присутствие значительного количества смол и эфирных масел (до 5.5%), являющихся отрицательным фактором в дубильном производстве, считается возможным при наличии 5—9% дубящих веществ от веса сырья (Шлыков, 1932). В весенний период могут быть использованы также плоды каллигонумов, содержащие до 5% таннидов, при условии опять-таки, если качество дубильных веществ в них отвечает требованиям современной химико-кожевенной промышленности.

ТАБЛИЦА 3

Сумма сахара
(в % на сухое вещество)

Название растений	Время сбора	Ассимиляционные ветки	2—3-летние побеги	Многолетние побеги
Calligonum arborescens	27 V	4.96	—	—
	10 VII	5.26	2.71	1.75
	27 IX	3.65	—	—
C. elatum	30 V	3.27	1.72	—
	17 IX	4.27	2.69	2.00
C. eriopodum	4 V	3.40	—	—
	26 IX	3.06	2.60	—

Необходимо отметить, что водные и спиртовые экстракты из плодов каллигонума окрашиваются в розово-красный или желтый цвет, причем краска поглощается гольевым (кожным) порошком. При практических расчетах эта сторона должна быть также учтена.

Из нетаннидов у каллигонумов преобладают сахара и зольные вещества. По данным Кокиной (1935), растворимые зольные вещества в зеленых ветках составляют от 4 до 5% и сумма сахара — от 6 до 9% (колебания за лето). Определения сахара в исследуемом материале показали, что однолетние зеленые побеги при данном способе сушки (без предварительного убивания на воздухе) у разных видов содержат сахара от 3 до 5% (табл. 3), одревесневшие 2—3-летние побеги — до 2.7% и многолетние — не свыше 2%.

Средние данные содержания сахара у главнейших дубильных растений, при расчете на воздушно-сухое вещество, колеблются в пределах от 1 до 5%, иногда до 8% (Гнамм, 1927; Шлыков, 1932).

Но как известно, для технических целей важен вопрос не только количественного содержания таннидов и их общей качественной оценки, но также и то, как широко распространена данная порода, какие запасы ее могут быть ежегодно использованы. К сожалению, мы должны сказать, что хотя различные виды каллигонума являются наиболее распространенной кустарниковой породой в песках Каракумов, встречаясь как в барханных, так и бугристых песках в сообществе белого и даже черного саксаула, однако разбросанность его в виде отдельных кустов, отсутствие сплошных зарослей безусловно делают его маловыгодным для целей эксплоатации как дубильного сырья.

Обращаем внимание на то, что каллигонум обладает рядом других ценных качеств. Прежде всего, кусты его в весенний период — период цветения и плодоношения (апрель — май) являются чрезвычайно декоративными, и, как правило, ветки их широко используются для настольных букетов у европейских жителей пустыни. В дополнение к внешней декоративности каллигонума, мелкие густо сидящие на ветках цветы его, белой и розоватой окраски, обладают исключительно приятным и нежным запахом, наполняющим собою окружающий воздух (особенно в вечерние и ночные часы). Наличие эфирных масел в цветах, возможно очень ценных для парфюмерной промышленности, несомненно, но, к сожалению, до сих пор мы не имеем данных о количественном выходе его.

Кроме того отметим, что некоторые виды каллигонума (*C. eriopodum* и отчасти *C. elatum*) дают прекрасную поделочную древесину, напоминающую по внешнему виду древесину красного дерева.

Ко всему этому добавим, что каллигонум является одним из лучших укрепителей песков, прекрасно переносит пересадку саженцами и хорошо укореняется черенками.

Все это говорит за то, что дикорастущий кустарник каллигонум (разные его виды) может и должен быть широко использован в развертываемой ныне озеленительной и пескоукрепительной работе в пустыне, а при технических и экономических возможностях — и в целях создания специальных насаждений на песчаных массивах. Создание таких насаждений дало бы возможность использования каллигонума как растения комбината (дубитель, эфироносс, древесина для поделки и пр.).

ЛИТЕРАТУРА

[1] Гнамм. Дубильные вещества и дубильные материалы. Перевод под ред. Залкинда, Л., 1927. — [2] Кокина С. И. Водный режим и внутренние факторы устойчивости растений песчаной пустыни Кара-кум. Пробл. раст. освоен. пустынь, вып. IV, изд. ВИР, 1935. — [3] Кокина С. И. и Попова З. Т. О соле- и засухоустойчивости древесных псаммофитов Кара-кумской пустыни. Бот. журн. СССР, *25*, № 6, 1940. — [4] Акад. С. П. Костычев. Физиология растений. 3-е доп. изд. под ред. проф. С. Д. Львова, *I*, 1937. — [5] Курсанов А. Л. Определение различных форм дубильных веществ в растениях. Биохимия, *6*, вып. 3, 1941. — [6] Курсанов А. и Крюкова Н. Возрастные изменения дубильных веществ в растениях. Биохимия, *6*, вып. 3, 1941. — [7] Радкевич О. Н. и Василевская В. К. Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Кара-кумы. Тр. по прикл. бот., сер. 1, вып. 1, 1933. — [8] Тимофеев А. Материалы к выяснению процесса ядрообразования древесины. Журн. русск. бот. общ., *12*, № 3, 1927. — [9] Чернышев П. Я. Дубильные растения нашей страны. КОИЗ, 1934. — [10] Шлыков Г. Дубильные растения СССР. Сельхогиз, 1932, 190 стр. — [11] Яковлев М. С. К вопросу о накоплении дубильных веществ в бадане в разное время года. Журн. Русск. Бот. общ., *16*, № 2—3, 1931. — [12] Янсон А. Дикорастущие таннидоносные деревья и кустарники Абхазии. Сов. субтропики, № 2 (12), 1932. — [13] Hauser W. Zur

Physiologie der Gerbstoffe in der Pflanzenzelle. Protoplasma, Bd., 24, H. 2, 1935.— [14] Huber H. Über den Zustand und die Rolle der Gerbstoffe in der Pflanze. Jahrb. f. Wissensch. Bot., Bd. 70, 1929.—[15] Czapek Fr. Biochemie der Pflanzen. Jena, 1921.

Туркменский
Ботанический институт
г. Ашхабад

S. I. Kokina and A. J. Kokin

ON THE CONTENTS OF TANNINS IN *CALLIGONUM* SPECIES

The 6 Species of *Calligonum*, growing in the sandy deserts of Kara-Kum viz: *C. caput Medusae*, *C. setosum*, *C. comosum*, *C. eriopodum*, *C. arborescens*, *C. elatum*, as to the contents of tannins have been investigated.

The green annual (assimilative) wattles, the lignified 2—3 annual and the perennial (5—6 annual) shoots, as well as the ripened fruits have been analyzed separately.

For the three species the determinations of tannins were carried on every month from the l-st May up to the l-st November, for the rest species 2—3 times during summer.

Tannins were determined by extracting them from water extracts by means of a chrome leathern powder.

The investigation have shown that the annual green wattles contain about 11—13% of tannins the greater part of which falling on the end of summer and on the beginning of autumn (August—September).

The contents curve of tannins in assimilative wattles during vegetation period and its obvious ascension during the heat dry months indicates possible participation of the tannins in increasing the drought and heat resistance of these plants.

The lignifield perennial shoots are poorer in tannins and their contents decreases with age.

Thus the 2—3 annual shoots contain on to 5.5% and the older ones (5—6 annual) no more than 3.6%.

There have not been detected great differencies of tannin contents among separate species of *Calligonum*.

The green wattles of *C. elatum* (13.1%) and *C. eriopodum* (12.5%) have been found richer in tannins while the rest species contain as maximum as 10.8—11%.

The total percentage of tannins as well as the quality of accompanying non tannins denotes the possibility of application of *Calligonum* as the raw material for tanning, so much the more, that the exploitation in form of annual wattles and 2—3 annual shoots is possible at the end of each vegetation period without marked damage to the future existence of the perennial shrub itself.

The fruits of *Calligonum* containing to 5—2% of tannins which are produced every year in a great quantity, may be added for this purpose.

However both the disposition of shrubs of *Calligonum* and the lack of continuous overgrowths of these plants makes it little suitable for the exploitation as a tanning raw material from the economical point of view.

It ought be noted, that the wild *Calligonum* (various species of it) possess a great number of other valuable qualities, e. g. it is a good sands

fixer, etherbearer and ornamental plant. Besides it yields a good lumber (2 species) and is extremely well implanted with cuttings.

It must be, therefore, largely employed in the works for plantations in the desert, and when this is possible from the technical and economical points of view, in order to create the special plantations on the sands massives.

Creation of such plantations would give the apportunity for application of *Calligonum* as a plant combining in itself various qualities.

ТОМ 32 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1947 № 1
TOME 32 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1947 № 1

С. С. Хохлов

ЦЕНТРЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ИЛИ ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ФОКУСЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ? [1]

(Получено 29 VII 1946)

Неудовлетворительное объяснение причин локализации в узкоограниченных географических областях большого формового и видового разнообразия было и остается наиболее уязвимым пунктом широко распространенного учения о центрах происхождения растений. Обычная с позиций этого учения трактовка указанных фактов неизбежно и объективно ставила авторов в более или менее резкую оппозицию к дарвинизму [1, 4, 30, 31], что вызывало подчас жестокую критику [3, 9, 12, 15, 21, 22, 38, 39, 41]. К сожалению, не преодолевает этого недостатка и крайне заманчивая гипотеза Травина [32] о «связи современных центров интенсивной геологической деятельности земной коры и центров интенсивного видообразования». Приводимый автором статистический материал о приуроченности областей формового и видового разнообразия к зоне геосинклиналей, безупречный в фактическом отношении, не может, однако, вскрыть причины такой приуроченности. Один факт совпадения областей формового и видового разнообразия с зонами интенсивной геологической деятельности еще не является убедительным доказательством, что первое есть прямое следствие второго. Также и другое, кажущееся Травину самоочевидным положение о том, что области формового и видового многообразия являются центрами интенсивного видообразования, есть не что иное, как idée fixe, вошедшая в науку более ста лет назад из религиозных представлений о творческом акте и последующем расселении созданных творцом форм. Прямых доказательств этой предвзятой идеи в статье Травина нет, нет их и в работах других авторов, развивавших учение о центрах происхождения. Так, например, Жуковский [6], излагая учение Вавилова о центрах происхождения культурных растений, прямо указывает, что «наиболее полный факториальный состав вида Н. Вавилов предположил для его географической родины» (подчеркнуто мною. — *С. Х.*). Картина неравномерного распределения видового и формового разнообразия по земной поверхности, как мы наблюдаем ее в данный момент, еще ничего не говорит о том, каков был механизм образования и развития этого явления. Кажущаяся легкость объяснения — предположение, что области многообразия есть центры происхождения, — отнюдь не является гарантией правильности объяснения. Построенная на таких

---

[1] Несколько замечаний по поводу дискуссионной статьи И. С. Травина «Современные центры интенсивного видообразования растений». Бот. журн. СССР, т. 30, № 6, 1945.

Примечание редакции. Настоящая статья С. С. Хохлова публикуется в порядке дискуссии.

шатких основаниях гипотеза Травина могла бы быть принята, и это явилось бы доказательством правильности ее априорных предпосылок, если бы она в других своих частях и следствиях согласовывалась с дарвиновской теорией развития видов и с общими принципами диалектического материализма. Но уже первое опробывание гипотезы Травина в этом отношении показывает, что она имеет неизбежным следствием:

1. Противоречие со взглядами Дарвина на роль пространства в видообразовании. По Травину, «Время от времени в сравнительно узко локализованном центре происходит вспышка интенсивного видообразования, создания новых форм жизни — возникают мощные волны эволюции, распространяющиеся от этого центра. Под влиянием таких геологических волн на огромных пространствах земного шара, в сравнительно короткий промежуток времени идет интенсивная смена старых форм жизни новыми». Дарвин же считал [5], что «в обширных ареалах изменения в большинстве случаев совершались быстрее и, что еще важнее, новые формы, образовавшиеся на больших ареалах и уже победившие многих соперников, более способны к широкому расселению и, следовательно, к образованию наибольшего числа новых разновидностей и видов. Они таким образом играли более выдающуюся роль в изменчивой истории органического мира».

2. Отрицание творческой роли естественного отбора. По Травину, «Новые формы, возникнув в таких центрах, после их размножения массами, врываются в другие области, вызывая катастрофу среди старого населения». Выходит так, что сначала где-то в «центре» возникла новая форма, а затем естественный отбор очистил ей широкую дорогу. Но для каждого дарвиниста ясно, что «именно сам процесс возникновения приспособления, а не только распространения приспособленного объясняется теорией естественного отбора» [40]. Возникновение же приспособления путем естественного отбора, как правило, невозможно вне тех условий внешней среды, с которыми сопряжено это приспособление. Поэтому маловероятно, чтобы виды, возникшие в одной узколокализованной области, могли оказаться каким-то непонятным образом хорошо приспособленными к условиям других, более обширных областей. И еще менее вероятно, что эти виды, врываясь в новые области, могли вызвать катастрофу среди туземного населения. Дарвин отмечал как-раз обратную закономерность, когда писал, что «обитатели одной страны, обыкновенно малой, нередко вытесняются обитателями другой страны, обыкновенно большой. Потому, что в большой стране имеется большое число особей и больше разнообразных форм, конкуренция между которыми была жестокой, а, следовательно, и мерило совершенства было выше» [5]. Эти положения Дарвина согласуются с его учением о происхождении видов путем естественного отбора, противоположное же положение Травина может быть согласовано лишь с теорией предварительной приспособленности, но не с дарвинизмом.

3. Механистическое толкование причин и движущих сил эволюции. По Травину, «Интенсивность изменчивости органического мира прямо связана с силой изменчивости земной коры», поэтому «вспышка геологической деятельности вызывает одновременную вспышку изменчивости видов растений». Подобные взгляды на причины эволюции хотя и разделяются многими авторами [26, 28], но они односторонни и далеки от диалектического понимания развития как самодвижения. В последнее время, однако, все чаще высказывается мысль, что в основе эволюции лежат вну-

тренние противоречия и что она есть процесс самодвижения [11, 14]. Но эта правильная мысль, высказываемая на основе общих методологических соображений, требует конкретизации на специальном ботаническом материале, почему я и остановлюсь на обсуждении этой проблемы несколько подробнее. Я считаю, что геологическая деятельность может быть принята как одна из причин неопределенной индивидуальной изменчивости, но вряд ли она имеет большое значение в эволюции организмов. Для появления изменчивости растений необязательна геологическая деятельность. Даже при неизменной во времени физической среде растения сами в процессе расселения, перемещаясь в пространстве, меняют в каждом поколении среду жизни, и это, конечно, вызывает индивидуальную изменчивость, служащую материалом для естественного отбора. В пользу высказанного положения говорят многие факты, указывающие на зависимость темпа эволюции от подвижности организмов в пространстве. Впервые в общих чертах на существование такой зависимости указал Ламарк [16], в последнее время Павлов (цитирую по Страхову [28]) на ряде примеров установил, что в классе рыб в историческом прошлом вымирали группы видов с относительно более примитивными органами перемещения, выживали же — с относительно лучше построенными. Рубцов [26], обобщая материал, формулирует следующую закономерность для животного мира: «Группы, по преимуществу моторные, эволюционируют быстрее, группы сидячие, мало подвижные — медленнее». Поэтому «Все сидячие или малоподвижные формы оказываются внизу у основания филогенетических древ, они сохраняют архаический облик, очевидно в связи с тем, что их эволюция протекала медленнее».

Мною [35, 36] было обращено внимание на зависимость характера и темпа эволюции растений от их подвижности и способов перемещения в пространстве. Но у растений эта зависимость более сложная, чем у животных, так как «...у растений нет ничего подобного активному индивидуальному движению животных или человека. У них движутся только сменяющие одно другое поколения» [13]. Поэтому подвижность растений, а, следовательно, и частота перемены ими условий жизни связаны с частотой актов размножения, а эта последняя в свою очередь зависит от продолжительности онтогенеза. Чем короче онтогенез, тем чаще акты размножения, тем чаще в процессе филогенеза растения переменяют среду жизни и тем, следовательно, больше вероятность появления изменчивости. Положительное значение короткого онтогенеза также и в том, что при нем за один и тот же промежуток времени большее число поколений и особей подвергнется действию естественного отбора, чем при продолжительном онтогенезе. Отсюда следует, что виды малолетние и вообще с коротким онтогенезом должны эволюционировать быстрее и, как правило, должны обладать большей пластичностью и являться в эволюционном смысле более молодыми и совершенными, чем виды с продолжительным онтогенезом. На справедливость этого положения указывают прогрессивный характер и геологическая молодость современных травянистых форм покрытосеменных, которые имеют более короткий онтогенез, чем древние древесные жизненные формы. Это же правило наблюдается и у папоротникообразных; современные представители этого типа растений по преимуществу травянистые, в то время как вымершие были крупные и древесные формы.

Подвижность растений в пространстве зависит не только от частоты актов размножения, но также от формы размножения и от способов распространения диаспор. Размножение легкоподвижными

спорами и семенами дает растениям преимущества в сравнении с размножением вегетативными зачатками, которые, как правило, не приспособлены к далеким и длительным перемещениям. Вегетативное размножение уменьшает подвижность и тем затрудняет и ограничивает возможность выхода растений в условия новой среды. Этой особенностью вегетативного размножения, вероятно, и объясняются замедление темпа эволюции и ее развитие по пути телеморфоза у растений с преобладанием вегетативного размножения.

Из разнообразных способов распространения диаспор анемохория обеспечивает наибольшее разнообразие условий, в которые попадает потомство, и это, конечно, вызывает большее число разнообразных изменений, что увеличивает материал для естественного отбора.

Не случайно поэтому, что передовые и прогрессивные семейства покрытосеменных, такие, как *Orchidaceae* и *Compositae*, являются в своей основной массе анемохорами. И не случайно также, что в современную эпоху в авангарде эволюции находятся растения, размножающиеся семенами, а из их числа передовыми являются травянистые анемохоры. Короткий онтогенез, размножение семенами и распространение последних путем анемохории обеспечивают мобильность и тем самым эволюционный прогресс обладающих этими особенностями растений. Следовательно, не изменчивость физической среды, а перемена самими растениями этой среды является основной причиной изменчивости растений. Физическая среда оказывает влияние на движущиеся в ней растения и вызывает у них изменчивость, главным образом, своею неоднородностью в пространстве, а не изменчивостью во времени. Поэтому не может быть и нет прямой связи между изменчивостью земной коры и изменчивостью растений. Связь в этом случае существует косвенная: изменчивость земной коры во времени создает и постоянно поддерживает пространственную неоднородность физической среды, на фоне которой происходят расселение и эволюция растений. Этим может быть в известной степени объяснена несколько бо́льшая изменчивость растений в странах со следами недавнего орогенеза, но для понимания эволюции растений недостаточно выяснить только причины их изменчивости. Индивидуальная изменчивость случайна и неопределенна, эволюционный же процесс в целом выступает в историческом аспекте не как процесс изменения вообще, а как процесс развития, восхождения от простого к сложному, от низшего к высшему.

В историческом ходе эволюции постоянно реализуется одна и та же тенденция к совершенствованию организмов, к подъему их организации на высшую ступень (ароморфозы), хотя для биологического прогресса, для победы в борьбе за существование имеются и другие пути, при которых высота организации может не повышаться (идиоадаптации, морфофизиологический регресс, ценогенезы) [27]. Спрашивается: что же ведет все время эволюцию организмов по пути ароморфозов, почему растения не вообще изменяются, а изменяются все время в определенном направлении? Гипотеза Травина не отвечает и не может ответить на этот вопрос потому, что постоянно сохраняемое и наиболее важное по своим историческим последствиям направление эволюции в сторону совершенствования нельзя объяснить ни геологической деятельностью земной коры, ни вообще изменением физической среды. Эти факторы в продолжение всей истории земли неоднократно изменяли свое направление воздействия на растения: периоды орогенезов чередовались с периодами эпейрогенических движений, теплый или влажный климат чередовался с холодным и сухим. Если бы в эволюции растений ведущую роль играли эти физические факторы, которые

неоднократно изменялись в диаметрально противоположных направлениях, то и эволюция растений должна была бы неоднократно изменять свое направление. Однако, как свидетельствуют факты, в эволюции растений не было резких поворотов, и при разнообразных изменениях физической среды она неизменно сохраняла свое главное направление. Так, например, в эволюции высших растений основным направлением было постоянное увеличение роли спорофита в онто- и филогенезе и, соответственно этому, редукция гаметофита. Каждый вышестоящий в филеме класс или тип обычно характеризуется более мощным развитием спорофита и дальше зашедшей редукцией гаметофита. Спрашивается: почему же, несмотря на многократные изменения климата и геологических факторов, эволюция растений шла миллионы лет неизменно по пути редукции гаметофита и развития спорофита? Гипотеза Боуэра [42, 43], объясняющая развитие спорофита высших растений изменением физических условий жизни при трансмиграции растений из воды на сушу, сейчас уже явно не согласуется с фактами [8, 20]. Процесс развития спорофита и редукции гаметофита установлен теперь не только у сухопутных, но и у первично-водных растений.

Автономность эволюции растений от физической среды в данном случае выступает со всей очевидностью. Никакими механистическими гипотезами, утверждающими приоритет физической среды в эволюции растений, нельзя объяснить основной исторический процесс развития спорофита и редукции гаметофита. Не следует, конечно, впадать при этом в другую крайность и видеть в этом доказательства ортогенетических и преформистских теорий эволюции. Стоит лишь вспомнить неоднократные указания Дарвина на значение в эволюции взаимных отношений организмов или биотических факторов, определяющих характер и направление естественного отбора почти в каждом случае. Распространяя этот принцип на весь процесс эволюции в целом и отвлекаясь от частностей, следует признать, что из числа биотических факторов основное и общее значение для всех растений в любых условиях физической среды и на всех этапах их истории имеет не столько видовой состав обитающих растений, сколько плотность их населения [35]. Некоторые факты и соображения заставляют предполагать, что плотность растительного населения на протяжении всей истории растительного мира не оставалась постоянной, а неизменно возрастала, в связи с чем возрастали в первую очередь трудности размножения растений вообще и, особенно, половым способом (ксеногамно). В преодолении этих трудностей эволюция растений пошла различными путями. Усиление вегетативного размножения, переход на самоопыление и апомиксис, а также возникновение и развитие спорофита — вот основные направления в преодолении трудностей размножения путем ксеногамии. С появлением спорофита функция размножения отделилась от полового акта, и тем самым количественная сторона размножения стала меньше лимитироваться возможностями осуществления перекрестного опыления. Дальнейшее развитие спорофита было обусловлено постоянно возраставшей плотностью растительного населения, так как для сохранения вида во всё усложнявшихся биотических условиях необходимо было повышать коэффициент размножения, а это, естественно, влекло за собой развитие носителя функции размножения — спорофита [34, 35]. И если теперь учесть, что исторический процесс развития спорофита по существу есть основное в эволюции высших растений и что этот процесс проходил автономно от физической среды, то, обобщая все вышесказанное, следует сделать такие выводы:

1) ни для появления изменчивости, ни для эволюционного процесса в целом «изменчивость земной коры» и вообще изменчивость физических факторов не имеет прямого и решающего значения;

2) изменчивость растений есть следствие перемены растениями среды жизни в процессе расселения, а общий характер эволюции, как однонаправленного процесса, реализующего тенденцию к совершенствованию, есть результат естественного отбора, который закономерно, в связи с историческим усложнением биотических условий жизни растений, все время повышает «мерило совершенства».

Не останавливаясь на других недостатках гипотезы Травина, я считаю, что уже сделанных критических замечаний достаточно, чтобы признать ее несостоятельной. Но, как отмечал Энгельс: «В любой науке неправильные представления (если отвлечься от погрешностей наблюдения) являются в конце концов неправильными представлениями о правильных фактах. Факты остаются, если даже призванные для истолкования их взгляды оказываются ошибочными» (Диалектика природы, 1936, стр. 201—202). Поэтому, если полностью отказаться от учения о центрах происхождения и, следовательно, от гипотезы Травина, то так же поступить с фактами нельзя. Неравномерное распределение формового и видового разнообразия по земле есть достоверно установленный факт, не получивший, однако, еще удовлетворительного объяснения в дарвинистической литературе. В справедливости последнего утверждения можно убедиться, просмотрев работы Шмальгаузена [40], Комарова [10] и Лукина [17], в которых при обсуждении географических закономерностей распределения организмов не выясняется ни механизм возникновений областей формового многообразия, ни их значение в развитии видов. Мною впервые [36] предложена гипотеза географических фокусов видообразования, объясняющая с дарвинистических позиций как происхождение, так и роль в эволюции растений областей многообразия. Отсылая читателей к моей статье, посвященной этому вопросу [33], кратко изложу основные положения гипотезы географических фокусов видообразования. Исходным пунктом этой гипотезы является признание того, что 1) виды возникают не в узколокализованных центрах, а на обширных ареалах, и 2) расселение особей совершается не односторонне из центральных частей ареалов к периферии, а хаотически в самых различных направлениях по всему ареалу, в том числе и от периферии к центру ареала. В процессе такого хаотического расселения особи в каждом поколении, меняя среду обитания, изменяются и сами, так как «при расселении теряется как однородность внешней среды, так и однородность нисходящих поколений. Появляется изменчивость» (Комаров [10]). Как установлено многими авторами, особи, попадающие в условия, уклоняющиеся от оптимума, будут обладать повышенной изменчивостью [7, 18, 19, 23, 24, 25, 37], вероятность же таких случаев будет большей на периферии ареала, где вид обычно находится в крайних условиях развития. Поэтому есть основания считать, что периферия ареала, взятая в целом, есть фронт массовой изменчивости в смысле возникновения новых признаков. Это положение хорошо согласуется с тем общеизвестным фактом, что особи на периферии ареала обычно обладают рецессивными признаками, т. е. более молодыми и непрочно закрепленными в сравнении с особями из центральных частей ареала. Можно сослаться также и на работу Mattew [44], который показал, что первые члены вновь возникающих групп встречаются скорее на периферии, чем в центральной зоне ареала.

Потомство особей с периферии ареала, расселяясь во внутренние участки ареала, будет уносить с собой и те новообразования, которые приобрели их предки на периферии ареала. Характер изменчивости и направление естественного отбора в различных участках периферии ареала не могут быть одинаковыми, поэтому с разных участков периферии во внутренние части ареала будут стекаться и скрещиваться там между собой особи с несколько различающимися наследственными основами. В результате этого в центральных частях ареала вид будет обладать, как это и бывает в действительности, более широкой экологической амплитудой и более высокой численностью, чем в периферических частях ареала.

Если ареал, хотя и медленно, будет увеличиваться, то неизбежно наступит такое время, когда наличная интенсивность расселения особей из одних частей ареала в другие и обусловленная этим частота скрещивания окажутся недостаточными для деспециализации локального направления изменчивости и естественного отбора в отдельных частях ареала. Создадутся возможности для дивергентного развития групп особей в различных частях ареала, и произойдет обособление их в качестве самостоятельных форм. Дальнейшее увеличение ареала и все большее накопление специфических особенностей у форм в различных частях ареала, обусловленное их приспособлением к жизни в каких-либо определенных частях ареала, затруднят и сделают затем невозможным свободное расселение форм, на которые распался вид, по всему ареалу. В тех случаях, когда расширение ареала происходило медленно, например при расселении в иную почвенно-климатическую зону (гетероэкологическое расселение), пространственное обособление форм не сможет произойти настолько быстро, чтобы они имели взаимоисключающие ареалы. Внутри общего ареала вида долгое время будут иметься такие участки, которые допустят совместное существование форм уже обособившихся в биологическом отношении. В этих участках будут аккумулироваться формы из различных частей ареала, и там будет наблюдаться формовое разнообразие вида. Подобных участков в пределах ареала может образоваться несколько, и те из них, которые сосредоточивают в себе наибольшее число форм, я называю ф о к у с а м и а р е а л а.

Местоположение фокусов ареала в редких случаях будет совпадать с геометрическим центром ареала, обычно они будут возникать там, где будут иметь место, может быть, на относительно небольшой площади, разнообразные условия, благоприятные для экологически различных групп растений. Поэтому вполне вероятно, что в местностях с рассеченным рельефом, как, например, в предгорьях и долинах горных стран, прилегающих к равнинам, будут возникать фокусы ареалов одновременно многих и даже совершенно неродственных видов. Такие области сосредоточения на малой территории большого фонда видового и формового разнообразия, области, где аккумулируется и концентрируется все то, что возникает на обширных равнинах, представляют собой, конечно, не первичное, а вторичное явление, не центры происхождения видов, а лишь г е о г р а ф и ч е с к и е ф о к у с ы в и д о о б р а з о в а н и я, являющиеся отражением тех основных и грандиозных процессов развития видов, которые совершаются на обширных пространствах ареалов. Зависимость географических фокусов видообразования от тех процессов, которые развертываются на обширных, прилегающих к ним равнинах, следует из анализа их географического размещения. Географические фокусы видообразования располагаются обычно в предгорьях и долинах горных стран, но не в любых их частях, а в тех из них, которые свободно

сообщаются с обширными равнинами. На это указывает тот, по выражению Вавилова [2], «разительный», «вопреки существующим предположениям» факт бедности флоры Кашгарии, — изолированной горной страны, в то время как по другую сторону горных хребтов у подножья Западных Гималаев и Гиндукуша расположен крупнейший «центр происхождения» многих культурных растений. Этот «центр происхождения» на севере и на юге сообщается с обширными равнинными пространствами и есть не центр происхождения, а географический фокус видообразования.

Гипотеза географических фокусов видообразования, предложенная мною, несомненно, нуждается еще в дальнейшей разработке и проверке на большом фактическом материале. Но уже и сейчас эта гипотеза способна охватить и удовлетворительно объяснить более обширное поле фактов, чем учение о центрах происхождения, которое при последовательном его развитии неизбежно приходит в противоречие с фактами и с дарвинизмом. Иллюстрацией последнего положения служит гипотеза Травина.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. Тр. по прикл. бот., *16*, 2, 1926. — [2] Вавилов Н. И. Роль Центральной Азии в происхождении культурных растений. Тр. по прикл. бот., *26*, 3, 1931. — [3] Григорьев Г. В. К вопросу о центрах происхождения культурных растений. Изв. ГАИМК, *13*, 3, 1932. — [4] Гризебах А. Растительность земного шара. *I*, 1874; *II*, 1877. — [5] Дарвин Ч. Происхождение видов. Соч., т. III, изд. АН СССР, М. — Л., 1939. — [6] Жуковский П. М. Современное состояние изучения культурных растений в СССР и за границей. Сборн. «Достижения и перспективы в области прикладной ботаники», Изд. Инст. пр. бот. и нов. культ. Л., 1929. — [7] Келлер Б. А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Воронеж, 1923. — [8] Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937. — [9] Комаров В. Л. Происхождение культурных растений. 2-е изд. СХГ, М.-Л., 1938. — [10] Комаров В. Л. Учение о виде у растений. Изд. АН СССР, 1940. — [11] Коровин Е. П. и Короткова Е. Е. Типы растительности Средней Азии. Тр. Ср.-Аз. Гос. унив., нов. сер., вып., 8, кн. 2, Ташкент, 1946. — [12] Краснов А. Н. География растений. Харьков, 1899. — [13] Криштофович А. Н. Дополнения и замечания в книге: Сьюорд «Века и растения». ОНТИ, М. — Л., 1936. — [14] Купцов А. И. Проблемы формообразования в растительном мире. Сов. агрономия, № 2, 1946. — [15] Кучумов П. В. Учение акад. Вавилова. В книге «Общая селекция и семеноводство полевых культур» под ред. Юрьева, Сельхозгиз, М., 1940. — [16] Ламарк. Философия зоологии, *I*. Биомедгиз, М. — Л., 1935. — [17] Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. Изд. АН СССР, 1940. — [18] Лысенко Т. Д. Энгельс и некоторые вопросы дарвинизма. Соцэкгиз, М. — Л., 1941. — [19] Лысенко Т. Д. О путях управления растительными организмами. Изд. АН СССР, М. — Л., 1941. — [20] Мейер К. И. Происхождение наземной растительности, Биомедгиз, М. — Л., 1937. — [21] Презент И. И. О лженаучных теориях в генетике. Яровизация, 2 (23), 1939. — [22] Регель Р. Э. К вопросу о видообразовании. Тр. по прикл. бот., *10*, 1, 1917. — [23] Розанова М. А. Изменчивость *Ranunculus auricomus* L. и *R. cassubicus* L. Журн. Русск. Бот. общ., *10*, 1—2, 1925. — [24] Розанова М. А. Изменчивость генеративных и вегетативных признаков. Дневн. съезда ботаников в Москве в 1926 г. — [25] Розанова М. А. Опыт аналитической монографии conspecies *Ranunculus auricomus* Korsh. Тр. Петергофск. ест.-научн. инст., *8*, 1932. — [26] Рубцов И. А. О неравномерности темпа эволюции. Журн. общ. биол., *6*, вып. 6, 1945. — [27] Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР, М. — Л., 1939. — [28] Страхов Н. М. Историческая геология, ч. II, Учпедгиз, М., 1937. — [29] Сочава В. Б. Пленарные заседания Постоянной комиссии по истории флоры и растений СССР. Сов. ботаника, № 1, 1945. — [30] Талиев В. И. Опыт исследования процесса видообразования в живой природе. Харьков, 1915. — [31] Талиев В. И. Видообразование в роде *Tulipa*. Тр. по прикл. бот., *24*, 2, 1930. — [32] Травин И. С. Современные центры интенсивного видообразования растений. Бот. журн. СССР, *30*, 6, 1945. — [33] Хохлов С. С. Географические фокусы видообразования. «Флора и растительность юго-востока», изд. юго-вост. филиала Гос. Бот. общ., Саратов, 1946. — [34] Хохлов С. С. Исторические пред-

посылки и эволюционное значение апомиксиса покрытосеменных. ДАН СССР *52, № 9.* — [35] Хохлов С. С. Бесполосеменные растения. Уч. зап. Сарат. Гос. унив., *16*, вып. 1, биол. — [36] Хохлов С. С. О некоторых вопросах видообразования и эволюции растений в связи с процессом их расселения. Диссертация на соискание ученой степени канд. биол. наук (рукопись, 1944). — [37] Шостаковский С. А. Ксерофилия и видообразование. Сов. ботаника, № 3, 1937. — [38] Шлыков Г. Н. Интродукция растений, Сельхозгиз, М. — Л., 1936. — [39] Шлыков Г. Н. Выступление на 4-й сессии ВАСХНИЛ. Селекция и семеноводство, № 2, 1937. — [40] Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного прогресса, Изд. АН СССР, М. — Л., 1940. — [41] Ярмоленко А. В. Реферат работы Поярковой «Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer*.». Сов. ботаника, I, 1938. — [42] Bower F. O. The origin of Land Flora. London, 1908. — [43] Bower F. O. Primitive Land Plants also known as the *Archegoniatae*. London, 1935. — [44] Mattew W. Climate and Evolution. Ann. New-York. Acad. Sci., *24*, 1915 (цитируется по Рубцову [25]).

Кафедра ботаники
Педагогического института
Саратов

S. S. Khokhlov

THE CENTRES OF ORIGIN OR THE GEOGRAPHICAL FOCI OF THE FORMATION OF SPECIES?

A critical analysis of J. S. Travin's „The Present Centres of an intensive formation of species of plants (Journal Botanique de l'USSR, t. 30, № 6, 1945) from the point of view of the author's hypothesis of the geographical foci of the formation of species is given.

ХРОНИКА

Общие собрания Всероссийского Ботанического общества в IV квартале 1946 г.

В IV квартале 1946 г. состоялись два общих собрания Всероссийского Ботанического общества. На общем собрании 23 октября Б. Н. Городков сделал доклад «Полярная пустыня и арктическая тундра». В обмене мнений принимали участие: Е. М. Лавренко, П. Н. Овчинников, В. Б. Сочава. На общем собрании 11 ноября А. А. Гроссгейм выступил с докладом «Ксероморфогенез и некоторые вопросы истории флоры». В обмене мнений по докладу приняли участие: М. М. Ильин, В. Ф. Купревич, Е. М. Лавренко, П. Н. Овчинников, В. Б. Сочава, Б. К. Шишкин и С. А. Шостаковский.

Тезисы доклада действительного члена Общества Б. Н. Городкова

«Полярные пустыни и арктические тундры (сравнительное почвенно-ботаническое исследование»

(Общее собрание Всероссийского Ботанического общества 23 октября 1946 г.)

Благодаря недостатку сведений в геоботанической литературе преобладает убеждение о молодости арктических флоры и растительности, а также о том, что полярные (холодные) пустыни — лишь обедненные тундры. Исследования 1938 г. полярных пустынь на о. Врангеля, не испытавшем оледенения, заставили нас присоединиться к мнению о третичном возрасте арктических фауны и флоры и признать за наиболее древний арктический ландшафт и соответственно тип растительности — полярные пустыни.

Исследования 1946 г. на западном побережье Таймыра расширили наши сведения об арктических тундрах и о южных участках полярных пустынь западного сектора Советской Арктики. С восточными арктическими тундрами мы познакомились в 1934 и 1938 гг. на Чукотском полуострове.

Климакс полярных пустынь на низменностях — моховые полигональные пустыни драми на слаботорфянистых глееватых почвах. Они имеют почти ненарушенный почвенно-растительный покров, состоящий из корневого, лишайниково-мохового и травянистого ярусов. Кустарники и кустарнички, как правило, отсутствуют, что отличает арктические тундры от более южных кустарниковых моховых тундр. По строению своей несколько комплексной растительности, в которой еще вполне конкурентноспособны субарктические микротермы (например *Eriophorum angustifolium, Hylocomium alaskanum, Ptilidium ciliare*), арктические тундры сильно отличаются от полярных пустынь.

Отличия полярных пустынь от тундр заключаются в преобладании аркто-альпийских травянистых гекистотермов, которые весьма выносливы в отношении стихий, но не выдерживают конкуренции с тундровой растительностью. Снеговая шлифовка зимой и морозная трещиноватость создали резко комплексное строение полярных пустынь. Почти оголенные пятна земли разделяются полосами дернины на едва оглеенной почве в ложбинах трещин.

Климакс полярных пустынь на низменностях — моховые полигональные пустыни. Вместо тундровых осоковых в верхнем ярусе преобладают злаки (*Alopecurus alpinus*) и арктическое разнотравие. В лишайниково-моховой дерновине господствуют *Camptothecium trichoides, Oncophorus Wahlenbergii, Grimmia gracilis. Polytrichum alpinum, Thamnolia vermicularis, Ochrolechia frigida*. На голых пятнах сохраняются лишь отдельные дернинки мелких мхов (*Distichium montanum, Eucalypta arctica*), накипные лишайники (из родов *Pertusaria, Lecidea, Lecanora*), пластинчатая водоросль *Nostoc commune* и отдельные цветковые в роде *Koenigia islandica, Papaver radicatum, Juncus biglumis, Festuca brevifolia*

На южных полигональных пустынях, благодаря более глубокому летнему оттаиванию вечной мерзлоты в полуобнаженной почве по сравнению с задернованными арктическими тундрами, существуют распластанные кустарники и кустарнички (*Salix arctica, S. pulchra, S. glauca, Dryas punctata*).

Различия в отношениях живых организмов между собой вызвали различия во флористическом составе и в строении почвенно-растительного покрова (вероятно, и в фауне) полярных пустынь и тундр. Это позволяет выделить два ландшафтных и почвенно-растительных панклимакса, из которых тундры возникли путем деградации многоярусных северных болот и лесов в четвертичный период, а полярные пустыни эволюцией малоярусных альпийских лугов северной Берингии в конце третичного периода.

Тезисы доклада действительного члена Общества А. А. Гроссгейма «Ксероморфогенез и некоторые вопросы истории флоры»

(Общее собрание Всероссийского Ботанического общества 11 ноября 1946 г.)

1. Концепция ксероморфогенеза, проводимая рядом авторов систематических монографий, исследований по истории местных флор и т. д., нуждается в пересмотре и уточнении.

2. Ни морфолого-анатомического, ни физиологического, вполне полноценного определения понятия ксерофит не существует; поэтому пока необходимо придерживаться определения биологического. Ксерофит — растение сухого местообитания и сухого сезона.

3. Соматический редукционный ряд (дерево — кустарник — многолетник — однолетник) нельзя считать производным ксерофильной линии эволюции, как это считает, например, М. Г. Попов, так как все биотипы могут развиваться в двух направлениях — и мезофильном и ксерофильном.

4. Однолетники нельзя считать завершающей формой линии ксероморфогенеза, так как в подавляющем большинстве случаев однолетники развиваются не в ксерофильном, а в мезофильном направлении. Если однолетники завершают линию развития ксерофильной группы, то это не венец ксероморфогенеза, а уклонение от прямой линии ксероморфогенеза и поворот в сторону мезоморфогенеза (поэтому однолетники районов с сухим климатом можно называть фугитивами).

5. В жарких и влажных районах земного шара сохраняются не только реликтовые формы, но идет также интенсивный процесс формообразования, что противоречит утверждениям многих авторов, в частности, С. А. Шостаковского, о том, что в таких областях «видообразовательный процесс замедляется». В частности, в реликтовых влажных и теплых районах Закавказья (Колхида, Талыш) многочисленны примеры молодого прогрессивного видообразования (*Quercus, Pyrus, Rubus, Ranunculus, Lythrum* и у многих других родов).

6. Количество видов в ксерофильных областях земного шара вовсе не является бо́льшим, чем в мезофильных, как то утверждают некоторые авторы (например Шостаковский); флора южного Китая, например, богаче флоры Мексики и Капской области и т. д.

7. Интенсивность видообразования в ксерофильных условиях несомненно ниже, так как только 5—6 семейств цветковых растений из общего числа свыше 350 явились результатом ксероморфогенеза, все же остальные сформировались в мезофильных условиях.

8. Ксерофиты не являются более молодой ветвью эволюции цветковых растений, а представляют собою древнейшее образование, восходящее по некоторым авторам (А. Энглер) до мелового периода; вместе с тем, как и среди мезофитов, наблюдаются многочисленные молодые центры образования ксерофитов.

9. Данные исторической геологии не подтверждают взгляда о прямолинейном ксероморфогенезе; сухие и более влажные условия многократно чередовались на территориях, ныне занятых ксерофильными флорами.

10. Наличие ксерического послеледникового периода, т. е. периода более сухого, чем современный, признается всеми авторами геологических и ботанических работ. Для южных частей Союза можно предположить существование ксеротермического периода. В связи с этим в современную эпоху ксерофиты должны переживать известное угнетение и трансформирование в сторону гемиксерофитов или даже мезофитов.

11. Это подтверждается изучением некоторых ксероморфных групп родства цветковых растений, проведенным на Кавказе. Так, ксерофильная секция астрагалов *Hololeuce* дает картину разорванных реликтового характера ареалов, так же как и секция *Malacothrix* и некоторые другие. Это реликты ксеротермического периода. Секция *Hymenobrychis* рода *Onobrychis* на Кавказе дает картину более связанных друг с другом корреспондирующих ареалов; виды этой секции — гемиксерофиты

весеннего и раннелетнего сезона; главное развитие секции происходило, очевидно, уже после ксеротермического периода. Наконец, виды секции *Lupulinaria*, рода *Scutellaria*, группирующиеся в две серии — более примитивную ксероморфную серию *Oxystegiae* и более вторичную гемиксероморфную серию *Platystegiae*, дают различные картины для этих двух серий. Количество видов *Oxystegiae* на Кавказе всего 4, ареалы их далеко оторваны друг от друга; на Кавказе — это реликтовая серия. Количество видов *Platystegiae* на Кавказе достигает 14, ареалы их тесно соприкасаются друг с другом, не оставляя свободных пространств, за исключением наиболее влажных районов — Колхиды и Талыша и наиболее сухого района — равнин юго-восточного Закавказья. Эта серия видов дает картину прогрессивного молодого развития в направлении мезоморфогенеза, связанного несомненно с послексеротермическим временем.

12. Конкуренция из-за влаги является тем диалектическим противоречием, которое служит основной движущей силой ксероморфогенеза. Конкуренция из-за пространства и из-за света является тем диалектическим противоречием, которое служит основной движущей силой мезоморфогенеза. Таким образом, ксероморфогенез является не основным направлением эволюции, как это в разной степени утверждается многими авторами, а только частным случаем эволюционного развития цветковых растений, наряду с которым существуют и другие, не менее значительные и важные формы биоморфогенеза.

Избрание новых членов Всероссийского Ботанического общества

В 1946 г. действительными членами Всероссийского Ботанического общества избраны следующие лица:

I. Общим собранием Общества 18 июня: 1) Борисова Антонина Георгиевна (Ленинград), 2) Мешков Абрам Романович (Воронеж), 3) Чумаков Аркадий Евграфович (Ленинград).

II. Общим собранием 20 июня: 1) Голлербах Максимильян Максимильянович (Ленинград), 2) Зинова Анна Дмитриевна (Ленинград), 3) Камышко Ольга Павловна (Ленинград), 4) Клапцова Надежда Константиновна (Ленинград), 5) Маркова Серафима Александровна (Казань), 6) Новиков Георгий Александрович (Ленинград), 7) Неофитова Валентина Кирилловна (Ленинград), 8) Паршакова Анна Леонтьевна (Казань), 9) Потлайчук Валентина Михайловна (Ленинград), 10) Фирсова Мария Ивановна (Казань).

III. Общим собранием 23 октября: 1) Богдарина Анна Александровна (Ленинград), 2) Дмитриева Александра Алексеевна (Батуми), 3) Елецков Михаил Петрович (Москва), 4) Замятнин Борис Николаевич (Ленинград), 5) Кожевникова Наталья Николаевна (Ленинград), 6) Лерман Рахиль Израиловна (Ленинград), 7) Любская Антонина Федоровна (Москва), 8) Новиков Владимир Александрович (Ленинград), 9) Пащенко Татьяна Евгеньевна (Ленинград), 10) Перштейн Вига Михайловна (Москва), 11) Цаценкин Иван Афанасьевич (Москва), 12) Эмих Тея Адамовна (Уфа).

Подписано к печати 10/III 1947 г. Тираж 7100 М 02118
Печ. л. $2^3/_4$+1 вкл. Изд. л. $4^1/_2$ Заказ № 43

4-я типография им. Евг. Соколовой треста «Полиграфкнига» ОГИЗа при Совете Министров СССР, Ленинград, Измайловский пр., 29.

2

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР, ТОМ 32 (1947) № 1

СОДЕРЖАНИЕ

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS, TOME 32 (1947) № 1

SOMMAIRE

Цена 4 руб. 50 коп.